

Die soziale Regulation der Wassersammel-
tätigkeit im Bienenstaat
und deren physiologische Grundlage

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt von

Herbert Kiechle

aus München

1961

1961

1. Referent: Prof. Dr. M. LINDAUER

2. Referent: Prof. Dr. H. AUTRUM

Tag der mündlichen Prüfung: 26. Juli 1961

Sonderdruck aus

Z. f. vergleichende Physiologie, Bd. 45, Heft 2, S. 154—192 (1961)

Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

DIE SOZIALE REGULATION DER WASSERSAMMELTÄTIGKEIT
IM BIENENSTAAT UND DEREN PHYSIOLOGISCHE
GRUNDLAGE*

Von

HERBERT KIECHLE

Mit 20 Textabbildungen

(Eingegangen am 25. August 1961)



* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

Inhaltsverzeichnis		Seite
Einleitung		154
A. Die Bedeutung des sozialen Wasserbedarfes für die Sammeltätigkeit der Einzelbiene		155
1. Wasserbedarf des Volkes und Wasserannahme durch nicht alarmierte Neulinge S. 155. — 2. Honigblasenkonzentration und Wasserannahme S. 159. — 3. Das Verhalten alarmierter Neulinge gegenüber Wasser S. 162 — 4. Das Verhalten von Zuckerwasser-Sammlerinnen gegenüber Wasser S. 164.		
B. Der Einfluß individueller physiologischer Faktoren auf die Tätigkeit der Wassersammlerinnen.		165
1. Die Bedeutung des Sammelalters beim Übergang von der Zuckerlösung zum Wasser S. 165. — 2. Die Umstimmung vom Wassersammeln zum Nektarsammeln S. 168.		
C. Der Einfluß von Geruchs- und Geschmacksstoffen auf die Wasserannahme	170	
1. Die Bevorzugung von Urin durch die Wassersammlerinnen S. 170. — 2. Die Bedeutung der Geruchsstoffe im Urin S. 172. — 3. Die Bedeutung der Geschmacksstoffe im Urin S. 173.		
D. Die Wahrnehmung der Luftfeuchte und die Lokalisierung der Hygrorezeptoren		176
1. Über das erste Auffinden der Tränke durch die Bienen S. 176. — 2. Die hygrotaktische Einstellung der Bienen in der Alternativkammer S. 177. — 3. Die Dressur auf Wasserschalen S. 179. — 4. Die Leistungsfähigkeit der Feuchterezeption S. 181. — 5. Die Lokalisation der Hygrorezeptoren S. 184.		
Schlußdiskussion		186
Zusammenfassung		189
Literatur		190

Einleitung

Seit langem ist bekannt, daß Bienen neben Nektar und Blütenstaub auch *Wasser* eintragen. Die bisherigen Untersuchungen ergaben, daß die eingetragene Wassermenge sowohl mit Menge und Qualität des gesammelten Nektars, als auch mit dem Bruteinschlag in Zusammenhang steht (CHADWICK 1922, PARK 1923 a, RAYMENT 1923, SMALL 1923,

LINDAUER 1954). Die Frage blieb jedoch unbeantwortet, *welche* Bienen das Wasser eintragen. Zeigt sich doch, daß zur gleichen Zeit, wenn an der Tränke ein lebhafter Sammelbetrieb herrscht, Nektarsammlerinnen des *gleichen* Volkes Wasser, ja sogar verdünnte Zuckerlösungen entschieden ablehnen (v. FRISCH 1935, LINDAUER 1948). Denkbar wäre, daß das Wassersammeln — ähnlich wie Brutpflege und Wächterdienst — altersgebunden ist, wie etwa GERSTUNG (1926) annimmt: Danach sollen die Bienen zunächst Pollen, dann Nektar eintragen und ganz am Ende ihres Lebens zum Wassersammeln übergehen. Beobachtungen von RÖSCH (1925), KUNZE (1928) und RIBBANDS (1952, 1953) widerlegten jedoch diese Annahme. Eine Grundfrage ist in diesem Zusammenhang, wie sich eine *Suchbiene* verhält, wenn sie erstmals auf Wasser trifft. Beginnt sie das Wasser zu sammeln? Da eine einzige Sammlerin durch ihre Tänze zahlreiche Neulinge zur Tränke schicken kann (PARK 1923 b), ist ihre Entscheidung für den Wasserhaushalt des Volkes von größter Bedeutung. Weiter interessiert uns, ob diese Suchbiene zufällig zur Tränke gekommen ist oder die Wasserstelle aktiv aufgesucht hat. Damit verknüpft ist die Frage, wie die Biene überhaupt eine Wasserstelle auf findet. Wird sie auf ihren Suchflügen durch Unterschiede der Luftfeuchte zu einer Tränke geführt; ist es ihr denn überhaupt möglich, solch geringe Feuchtedifferenzen wahrzunehmen, wie dies zum Erkennen der Wasseransammlungen notwendig ist? ¹

A. Die Bedeutung des sozialen Wasserbedarfes für die Sammeltätigkeit der Einzelbiene

1. Wasserbedarf des Volkes und Wasserannahme durch nicht alarmierte Neulinge

An der Tränke, die der Imker vor seinem Bienenstand einrichtet oder an natürlichen, von den Bienen besuchten Wasserstellen, läßt sich leicht feststellen, daß die Zahl der Wassersammlerinnen im Laufe des Jahres mit dem Wasserbedarf stark schwankt; im Frühjahr steigt sie an, erreicht im Mai oder Juni ihren Gipfel und sinkt dann wieder rasch ab (vgl. LINDAUER 1954). Ob der im Frühsommer gesteigerte Bedarf der *einzelnen* Biene bekannt ist, läßt sich zunächst noch nicht sagen. Die Sammlerinnen selbst haben ja keinen erhöhten Wasserbedarf; nur Brutammen oder Bienen, die mit der Temperaturregulierung beschäftigt sind, benötigen eine größere Wassermenge. Der Bedarf muß also den Sammlerinnen mitgeteilt werden. Dies kann durch die Heftigkeit erfolgen, mit

¹ Herrn Prof. Dr. M. LINDAUER möchte ich für die Überlassung des Themas und seinen wertvollen Rat herzlich danken. Dank schulde ich auch Herrn Prof. Dr. K. v. FRISCH für die Bereitstellung von Mitteln aus einer Bewilligung der Rockefeller Foundation.

der die Stockbienen den Sammlerinnen die mitgebrachte Wassermenge abnehmen (LINDAUER 1954). Diese Mitteilung kann aber nur an Bienen gegeben werden, die bereits Wasser sammeln. Denn wie sollte eine Nektarsammlerin davon Kenntnis haben, wie rasch und stürmisch ihren Stockkolleginnen unter den Wassersammlern das eingetragene Wasser abgenommen wird? Nektarsammlerinnen müßten also ebenso wie Neulinge ohne Information über den augenblicklichen Wasserbedarf sein.

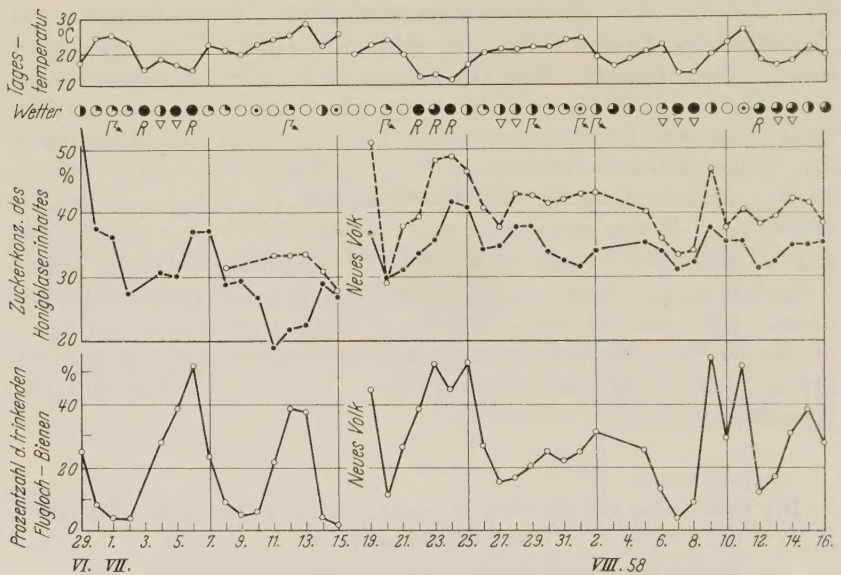


Abb. 1. Verlauf der mittleren Tagestemperatur, der Zuckerkonzentration des Honigblaseninhaltes von Stockbienen (●—●) und Fluglochbienen (○—○) und der am Flugloch gemessenen Wasserannahme in der Zeit zwischen 29. 6. und 16. 8. 58. Bewölkung und Niederschläge sind durch folgende Symbole dargestellt: ○ wolkenlos, ○ dunstig, ● zu 1/4 bedeckt, ● zu 1/2 bedeckt, ● zu 3/4 bedeckt, ● völlig bedeckt, R Regen, ▽ Schauer, ⚡ Gewitter. Am 19. 7. wurde ein neues Volk eingesetzt

Damit stellt sich die Frage: *Trinken Bienen, die erstmals auf Wasser treffen*, dieses „auf gut Glück“ und erfahren dann erst im Stock, ob das Volk überhaupt Wasserbedarf hat? Oder sind sie über den Wasserbedarf bereits informiert, wenn sie zu ihrem ersten Suchflug aufbrechen? Wir wollen versuchen, diese Frage im folgenden zu beantworten.

Es wäre sehr zeitraubend, sich an eine Wasserstelle zu setzen und auf spontane Anflüge von Suchbienen zu warten, da deren Zahl sehr gering ist (ZU ÖTTINGEN-SPIELBERG 1949). Ich habe daher einen anderen Weg gewählt: Der Stock wurde auf einem Flugplatz aufgestellt, wo natürliche Wasserstellen fehlten (Oberwiesenfeld bei München). Hier wurde auf dem Flugbrettchen Wasser geboten. Dabei erwies sich ein mit destilliertem Wasser vollgesogenes Leinenläppchen, das auf einer Glasplatte geboten wurde, als geeignete Tränke.

Mit dieser kleinen Tränke prüfen wir nun, welches Interesse Fluglochbienen, die *zufällig* und *zum erstenmal* auf Wasser stoßen, diesem gegenüber zeigen. Trachtbienen achten kaum auf diese Wasserstelle. Sie hasten vielmehr mit ihren Pollenhöschchen oder gefüllten Honigmägen in größter Eile zum Stockeingang oder fliegen beim neuerlichen Ausflug vom Flugloch ohne Verweilen ab. Jene Bienen jedoch, die auf dem Flugbrettchen herumsitzen, kosten zum großen Teil das Wasser und überraschenderweise trinken auch einige! Wir haben hier also die gewünschte Situation: Erstmaliges Auftreffen und Trinken von nicht alarmierten Bienen an einer Wasserstelle. Zur quantitativen Auswertung zählen wir während 10 min, wie oft Bienen in dieser Zeit Wasser kosten und wie oft sie nach dem Kosten(für mindestens 10sec) weitertrinken.

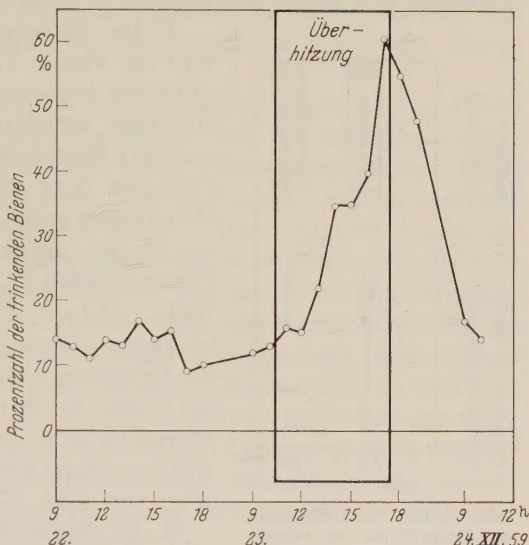


Abb. 2. Wird durch eine künstliche Überhitzung des Stockes der Wasserbedarf des Volkes stark erhöht, so steigt die Prozentzahl der Bienen, die an der Fluglochtränke Wasser annehmen, sprunghaft von 15 auf über 60 % an. Nach dem Ende der Überhitzung sinkt sie ebenso schnell wieder ab

Betrachten wir die so ermittelte prozentuale Wasserannahme bei einem Zweiabenvolk von Ende Juni bis Mitte August

(Abb. 1, unterste Kurve)! Sie ändert sich in auffallender Weise:

1. Bei kühlem und regnerischem Wetter, wenn die Bienen also kaum ausfliegen und weder Wasser noch dünnflüssigen Nektar eintragen können, steigt die Zahl der trinkenden Bienen rasch an (3.—6. 7., 20.—25. 7., 7.—9. 8.). An solchen Tagen nimmt auch der Wasserbedarf zu (LINDAUER 1954).

2. Tritt Wetterbesserung ein, können die Bienen wieder ausfliegen und sammeln, dann sinkt die prozentuale Annahme schnell ab. Der Wasserbedarf wird durch den eingetragenen Nektar voll gedeckt (29. 6. bis 2. 7., 6.—9. 7. 25.—27. 7.).

3. Bei mehrtägigen Hitzeperioden steigt die Prozentzahl wieder an (10.—13. 7., 29. 7.—1. 8., 10.—11. 8.). Jetzt versuchen viele Bienen, durch Verspucken von Wasser und „Rüsselschlagen“ einer drohenden Überhitzung zu begegnen (LINDAUER 1954). Für diesen Zweck wird

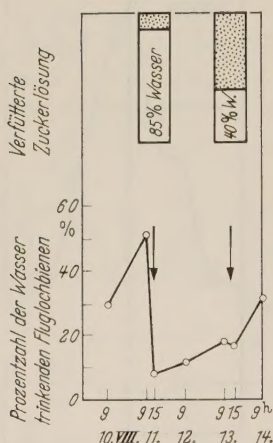
eine größere Wassermenge benötigt, der Wasserbedarf steigt an.

Zwei gänzlich verschiedene äußere Bedingungen — besonders kühles und besonders heißes Wetter — führen also zum gleichen Ergebnis! Die Fluglochbienen trinken eifrig.

Zwei Versuche sollen noch deutlicher zeigen, wie sehr die Wasserannahme der Bienen vom sozialen Bedarf bestimmt wird: Wir überhitzen künstlich den Stock und verfüttern dünnflüssiges Zuckerwasser.

1. Im Bienenraum (RENNER 1955, 1957) wird ein kleines Volk aufgestellt, das kräftig zu brüten begonnen hat. Vom 22. 12. an wird untertags stündlich die Wasserannahme an unserer Fluglochtränke gemessen (Abb. 2). Am folgenden Tag werden ab 10.30 Uhr zwei Heizstrahler gegen die seitlichen Glasscheiben des Stockes gerichtet und so die Bienen zur Thermoregulation gezwungen (LINDAUER 1954). Als bald steigt die Zahl der *erstmal*s trinkenden Bienen stark an. Nach 17 Uhr wird die Beheizung abgebrochen — ein großer Teil des Volkes hat den Stock bereits verlassen —; daraufhin geht die Wasserannahme zurück und erreicht am nächsten Morgen den normalen Wert von etwa 15%.

Abb. 3. Die Wasserannahme am Flugloch ist vom Wasserbedarf des Volkes abhängig. Wird durch Verfütterung von verdünntem Zuckerwasser eine große Wassermenge in den Stock gebracht, dann sinkt die Wasserannahme deutlich ab. Die gleiche Menge (100 ml) konzentrierter Zuckerlösung ist dagegen für die Wasserannahme ohne Bedeutung



Zuckerlösung verfüttert werden: Die nachmittägliche Zahl der trinkenden Bienen bleibt dann unverändert (Abb. 3).

Die Zahl der trinkenden Fluglochbienen steht also in deutlichem Zusammenhang mit dem Wasserbedarf; sie kann direkt zu dessen quantitativer Feststellung benutzt werden. Wir können demnach die eingangs gestellte Frage — zumindest für die Fluglochbienen — bejahen: Wenn eine Biene erstmals auf Wasser trifft, dann entscheidet sie sich für Annahme oder Ablehnung je nach dem Wasserbedarf des Volkes und ohne das spätere Verhalten der Stockbienen bei der Wasserabnahme zu kennen. *Auf welche Weise sind die Bienen vorher über den jeweiligen Wasserbedarf informiert worden?*

2. Honigblasenkonzentration und Wasserannahme

Die Konzentration des Honigblaseninhaltes der Stockbienen ändert sich mit dem Trachtangebot; an Tagen, an denen wegen ungünstiger Witterung Nektar- und Wassersammeln kaum möglich ist, steigt sie sprunghaft an (LINDAUER 1954). Dann nimmt aber auch die Zahl der Wassersammlerinnen zu. Da wir nunmehr mit der oben geschilderten Methode den Wasserbedarf des Volkes quantitativ messen können, war es möglich, die früher gemachten Beobachtungen quantitativ auszuwerten.

Vom 29. 6. bis zum 16. 8. 58 wurden täglich (gegen 9 Uhr) 10 bis 15 Bienen von der Brutwabe abgefangen und die Zuckerkonzentration ihres Honigblaseninhaltes mit einem Abbé-Refraktometer (Zeiss-Opton) gemessen und nach LANDT (1936) korrigiert. Anschließend bot ich den Fluglochbienen destilliertes Wasser. Abb. 1 zeigt die Ergebnisse.

Die Konzentration des Honigblaseninhaltes ist ebenso wie die Zahl der trinkenden Fluglochbienen deutlich von der Witterung abhängig. Haben die Bienen wegen tiefer Temperaturen oder starker Niederschläge wenig Gelegenheit auszufliegen und Nektar einzusammeln, dann nehmen Zuckerkonzentration und Zahl der trinkenden Bienen rasch zu (3.—6. 7., 20.—25. 7. und 7.—9. 8.)¹. Bei günstigem Flugwetter — Temperaturen zwischen 15° und 25° C — können die Bienen dagegen reichlich Nektar² eintragen. Jetzt ist der Honigblaseninhalt dünnflüssig: An unserer Fluglochtränke saugen dementsprechend nur wenige der kostenden Bienen (29. 6.—2. 7., 6.—9. 7., 25.—27. 7.).

Dieser klare Zusammenhang zwischen Wasserbedarf und Honigblasenkonzentration bleibt auch erhalten, wenn wir den Wasserbedarf durch experimentelle Eingriffe verändern, so wenn wir 100 ml einer 15%igen Zuckerlösung an das Volk verfüttern. Die Zahl der trinkenden Bienen geht in kurzer Zeit von 50 auf 8% zurück, gleichzeitig sinkt die Honigblasenkonzentration von 37 auf 25% ab. Später steigen beide wieder an. Einer Änderung der Honigblasenkonzentration bei den Stockbienen entspricht also auch hier eine Änderung der Wasserannahme am Flugloch.

Sicher ist den Bienen die Konzentration der in ihrer Honigblase enthaltenen Zuckerlösung bekannt. Da die Biene an ihrem Rüssel Geschmacksrezeptoren besitzt, kann sie bei dem häufigen Futteraustausch mit den Stockkolleginnen (LINDAUER 1952) den Honigblaseninhalt immer wieder überprüfen. Dadurch wird weiterhin das tägliche Futterangebot im Volk gleichmäßig verteilt und die Konzentration des

¹ Von August an ist allerdings die Witterung kaum noch von Bedeutung, da die Bienen auf dem Flugfeld an und für sich keine Tracht mehr finden.

² Nektar enthält nach BEUTLER u. SCHÖNTAG (1941) und BUTLER (1945) zwischen 60 und 93% Wasser.

Honigblaseninhaltes muß sich bei allen Tieren angleichen. Die Bienen sind so automatisch über den Wasservorrat informiert.

Von den bisher geschilderten Befunden gibt es jedoch Ausnahmen, auf die im folgenden gesondert eingegangen werden muß: An heißen Tagen ist eine große Zahl von Stockbienen mit Rüsselschlagen und

Wasserspucken beschäftigt und versucht so, die Stocktemperatur auf 35° C zu halten. In ihren Honigblasen befindet sich eine stark wasserhaltige Flüssigkeit. Sinkende Konzentration bedeutet aber nach unserer Annahme die Mitteilung, daß Wasser im Stock nicht mehr benötigt wird. Diese Bienen würden an der Tränke das Wasser ablehnen, dies hätte aber

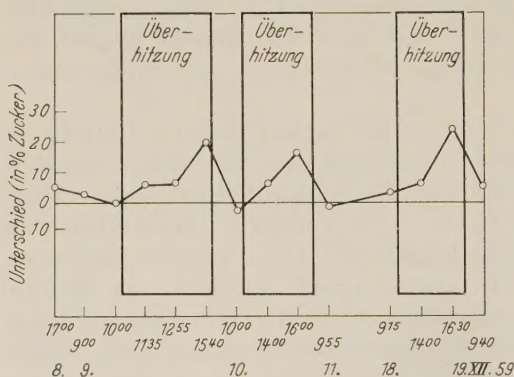


Abb. 4. Differenz zwischen der Konzentration des Honigblaseninhaltes von Stock- und Fluglochbienen während der Überhitzung des Stockes

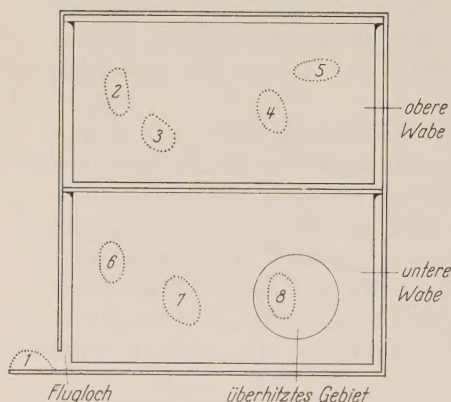


Abb. 5. Schema des zweiwabigen Beobachtungsstockes mit dem beheizten Gebiet (ausgezogener Kreis) und den acht Wabenregionen, von denen Bienen zur Analyse abgefangen wurden (von Punktlinien begrenzte Gebiete). Die Nummern entsprechen denen der Tabelle 1

den Zusammenbruch der Temperaturregulierung zur Folge. Um dies zu verhindern, ist ein gesonderter Regulationsmechanismus vorhanden: Bei Überhitzung treten deutliche Abstufungen der Honigblasenkonzentration innerhalb des Volkes auf. Der Honigblaseninhalt der Flugloch- und der Trachtbienen wird — im Gegensatz zu dem der Stockbienen — nicht verdünnt, sondern eingedickt. Treffen diese Bienen auf Wasser, dann trinken sie es ohne Zögern und tragen es in den Stock. Dies läßt sich im folgenden Versuch zeigen:

Im Bienenraum wird ein Volk künstlich beheizt und die Konzentrationen des Honigblaseninhaltes

von Stock- und Fluglochbienen gemessen. Abb. 4 zeigt, daß bei hohen Außentemperaturen deutliche Unterschiede auftreten. Diese Abweichungen werden auch bei den Freilandbeobachtungen während natürlicher Hitzeperioden sichtbar (Abb. 1: 10.—13.7, 29.7.—1.8.).

Um die stufenweise Änderung der Honigblasenkonzentration genauer verfolgen zu können, überhitzen wir in den folgenden Versuchen nur einen kleinen, mit Brut besetzten Bezirk der unteren Wabe (Abb. 5, ausgezogener Kreis). In der Tabelle 1 sind die Konzentrationswerte aus verschiedenen Stockbezirken zusammengestellt. Nur im unmittelbaren Überhitzungsbereich (Bezirk Nr. 8) sinken die Konzentrationen, haben die Bienen also verdünnte Lösungen in ihren Honigmägen. Bereits in nächster Umgebung des beheizten Gebietes (Bezirk Nr. 7) steigen die Konzentrationen an und erreichen bei den Bienen aller anderen Wabenteile (Nr. 2—6) die Werte der Fluglochbienen (Nr. 1).

Die Konzentrationsunterschiede bestehen also nicht allgemein zwischen Stock- und Fluglochbienen, sondern zwischen Bienen der Überhitzungszone und Bienen, die sich außerhalb dieses Gebietes befinden. Ihre Bedeutung für die Thermoregulation liegt auf der Hand. Die Bienen des Außendienstes mit konzentrierten Lösungen in ihren Honigmägen trinken kräftig an der Tränke, geben im Stock ihr Wasser ab und erhalten als Proviant für den nächsten Ausflug eine konzentrierte Zuckerlösung und damit den Hinweis, daß im Stock auch weiterhin Wasser dringend benötigt wird.

Eine offene Frage bleibt, in welcher Weise die Konzentrationsunterschiede aufrechterhalten werden. Das eingetragene Wasser muß von den Abnehmerinnen direkt zu den überhitzten Wabenteilen gebracht und darf nicht durch das gegenseitige Anbetteln von Biene zu Biene weitergegeben werden. Im letzteren Falle müßte ein Konzentrationsabfall zum Tanzboden und nicht, wie in Wirklichkeit, zum Überhitzungsgebiet auftreten. Möglicherweise

Tabelle 1. Zuckerkonzentration des Honigglasinhaltes von Bienen aus verschiedenen Stockbezirken bei Überhitzung

Datum	Dauer der Beheizung Std.	Mittelwerte der Konzentrationen des Honigglasinhaltes (in Klammern Zahl der Einzelwerte) von Bienen des Gebietes								Statistische Sicherung	
		1 (Flugloch- bienen)	2	3	4	5	6	7	8 (Heiz- gebiet)	1 gegen 8	2 gegen 8 (nach PÄTAU 1913)
18. 12. 59	4 $\frac{1}{2}$	47,5 (13) 51,4 (14)		46,3 (9) 54,6 (17)					41,1 (9) 27,4 (15) 43,3 (11)	p = 0,02 p < 0,0002 p = 0,0035	p = 0,025 p < 0,0002 p = 0,002
5. 1. 60	6 $\frac{3}{4}$	55,2 (10)	54,3 (11)				55,5 (12)				
14. 1. 60	6	57,3 (9)	56,9 (7)		52,7 (9)	57,9 (9)		46,0 (9)	41,3 (9)	p = 0,0012	p = 0,0025
18. 1. 60	5 $\frac{1}{2}$	54,0 (9)	54,7 (8)			52,7 (8)	55,9 (11)	45,1 (18)	38,9 (18)	p = 0,002	p = 0,0015

eilen die Wasserspuckerinnen selbst zum Flugloch, nehmen dort das Wasser ab und kehren in die überhitzten Wabengebiete zurück.

3. Das Verhalten alarmierter Neulinge gegenüber Wasser

Nur wenige Bienen fliegen spontan einen natürlichen Wasserplatz an; meist werden sie von anderen Wassersammlerinnen durch Tänze geworben. Durch die Markierung dieser Neulinge während des Tanzes läßt sich zeigen, daß an der Tränke fast alle ohne Zögern zu sammeln beginnen. Sind diese Neulinge durch den Tanz informiert worden, ob sie Wasser, Nektar oder Pollen sammeln sollen? Es wäre ja auch möglich, daß sie ohne Hinweis auf die Trachtart ausfliegen und an der

Tränke von sich aus zu sammeln beginnen. Wie wir wissen, ist ihnen der Wasserbedarf des Volkes bekannt!

Welcher Art könnte die Information über die Trachtart sein? Die Tänze selbst sind, soviel wir wissen, bei Nektar- und Wassersammlerinnen gleichartig. Ist die Abnahme der mitgebrachten Flüssigkeit stürmisch, dann sind auch Dauer und Heftigkeit der Tänze gleich. Nun verfüttern die Tänzerinnen ihren Honigblaseninhalte in den Tanzpausen auch an jene Bienen, die gerade den Tanz

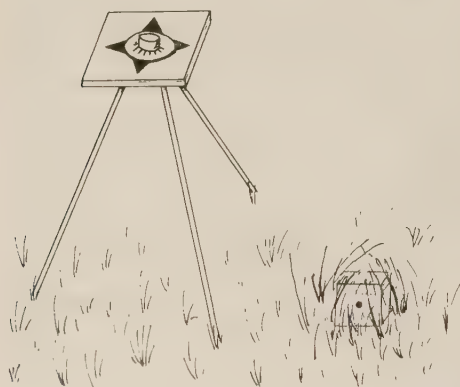


Abb. 6. 2—3 Bienen werden im versteckten Futterkästchen bei schwachem Lavendelduft gefüttert und schicken durch ihre Tänze Neulinge zum Versuchstisch, auf dem aber — ebenfalls bei Lavendelduft — nur Wasser geboten wird

verfolgt haben und später an den angegebenen Platz fliegen werden. Mit dieser Futterübergabe ist natürlich eine Information verbunden. So ist der mit Zuckerwasser eingetragene Duft für die Verständigung von großer Bedeutung (v. FRISCH 1947). Doch Duft fällt bei Sammlerinnen von destilliertem Wasser und geruchsfreier Zuckerlösung weg. Hier könnte nur die verschiedene Süße, also ein Geschmacksunterschied, als Hinweis auf die Trachtart dienen.

Ein Hinweis auf die Art der Tracht ist also möglich. Hat aber dieser Hinweis den Charakter eines Auftrages? Um diese Frage beantworten zu können, lassen wir *Neulinge durch tanzende Zuckerwasser-Sammlerinnen alarmieren und zu einer Wassertränke schicken!*

Zur Durchführung dieser Versuche habe ich folgende Anordnung gewählt: In etwa 30 m Abstand vom Stock werden 2—3 nummerierte Bienen in einem am Boden unter Gras versteckten Futterkästchen mit

2 mol Zuckerlösung bei schwachem Lavendelduft gefüttert. Sie tanzten lebhaft und schickten Neulinge aus. Diese finden auf ihrer Suche nach der Lavendeltracht in gleicher Entfernung einen mit auffallendem Farbmuster gezeichneten und stark nach Lavendel duftenden Versuchstisch, auf dem aber anstelle des Zuckerwassers ein mit destilliertem Wasser gefülltes Futtergläschen aufgestellt ist (Abb. 6). Alle Anflüge, bei denen

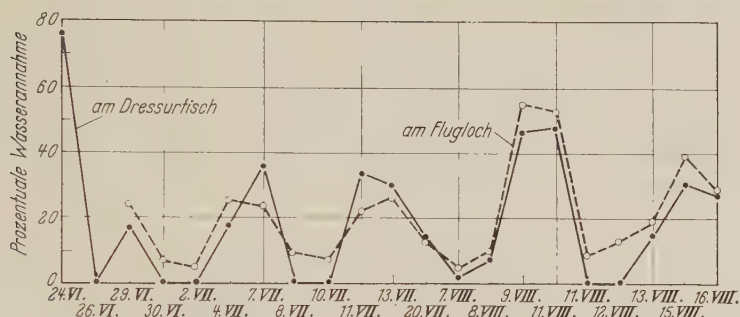


Abb. 7. Neulinge werden durch tanzende Zuckerwassersammlerinnen zur Tränke geschickt. In der ausgezogenen Kurve ist der Prozentteil der Anflüge dargestellt, bei denen die Bienen nach dem Kosten weitergetrunken haben. Zum Vergleich ist mit der unterbrochenen Kurve die am Flugbrett gemessene Wasserannahme eingezeichnet

eine Biene am Wasser kostet, werden gezählt¹; weiterhin wird protokolliert, bei wie vielen dieser Anflüge die Bienen für mindestens 10 sec weitertrinken und bei wie vielen sie das Wasser ablehnen.

Die Ergebnisse von 21 Versuchen sind in Abb. 7 zusammengestellt. Der erste Versuch fand am 24. 6. nach kühlen regnerischen Vortagen statt. Das Ergebnis war überraschend: Bei 16 Anflügen wurde 12mal nach dem Kosten ausgiebig weitergetrunken; von den 7 Neulingen hatten 4 das Wasser getrunken und waren nicht nur einmal, sondern wiederholt am Wasserschälchen erschienen². Der folgende Versuch, 2 Tage später, war dagegen völlig negativ: kein einziges Mal tranken

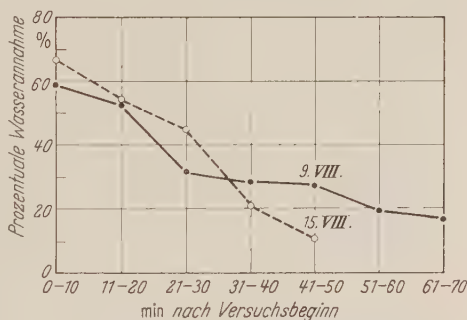


Abb. 8. Neulinge werden durch tanzende Zuckerwassersammlerinnen zur Tränke geschickt (vgl. Abb. 7): Verlauf der Versuche vom 9. und 15. 8. Die Zahl der Anflüge, bei denen die Neulinge Wasser trinken, geht zurück, je mehr Wasser während des Versuches in den Stock gebracht wird

¹ Es fanden natürlich einzelne Neulinge auch das versteckte Futterkästchen am Boden. Sie wurden beim ersten Anflug abgefangen.

² Bei diesem Versuch wurden ausnahmsweise die Neulinge nach dem ersten Trinken nicht abgefangen, sondern durften mehrmals sammeln.

die ankommenden Neulinge. Auch bei den späteren Versuchen schwankte das Ergebnis in beträchtlichem Ausmaße. Ein Zusammenhang mit dem gleichzeitig gemessenen Wasserbedarf (Abb. 7) des Volkes ist offenkundig! Trinken bei großem Wasserbedarf viele der ankommenden Neulinge, so wird in kurzer Zeit eine große Wassermenge in den Stock gebracht. Honigblasenkonzentration und Wasserannahme sinken deshalb im Laufe des Versuches ab (Abb. 8).

Da in beiden Versuchsreihen der Abb. 7 trinkende Bienen erstmals auf Wasser stießen, können die Ergebnisse direkt verglichen werden: Durch Zuckersammlerinnen *alarmierte* Bienen verhalten sich gleich wie Bienen, die *zufällig* Wasser finden. Eine Mitteilung über die Art der Tracht scheint — wenn sie überhaupt erfolgt — gegenüber den sozialen Bedürfnissen von geringer Bedeutung zu sein.

4. Das Verhalten von Zuckerwasser-Sammlerinnen gegenüber Wasser

Wir kennen nunmehr die Faktoren, die Bienen — sei es, daß diese zufällig eine Wasserstelle finden, sei es, daß sie durch Tänzerinnen zu ihr geschickt werden — zur Annahme oder Ablehnung des Wassers veranlassen. Uns interessiert noch, wie sich die *Sammlerinnen einer Zucker-*

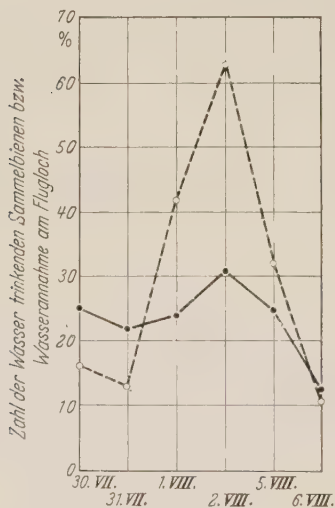


Abb. 9

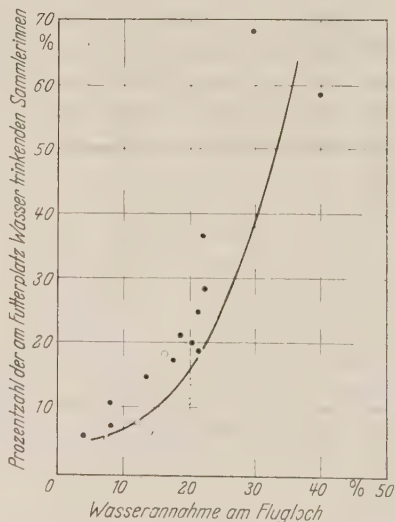


Abb. 10

Abb. 9. Beziehungen zwischen Wasserannahme am Flugloch (●—●) und der Zahl der ehemaligen Zuckerwasser-Sammlerinnen, die am Dressurplatz Wasser trinken (○- - -○). Bei erhöhtem Wasserbedarf (2. 8.) trinken $\frac{2}{3}$ aller Sammlerinnen

Abb. 10. Einer Sammelschar wird unmittelbar im Anschluß an eine Fütterung mit 2- (●) oder $\frac{1}{2}$ -molarer (○) Zuckerlösung am Futterplatz Wasser geboten. Man erkennt 1. einen Zusammenhang zwischen Wasserannahme am Flugloch und der Umstimmung der Nektarsammlerinnen und 2. eine leichtere Umstimmung nach der Fütterung mit der 2-mol-Lösung

lösung verhalten, wenn diese plötzlich durch Wasser ersetzt wird. Trinken sie überhaupt das Wasser? Es ist bekannt, daß der Sammelbetrieb bereits durch verdünnte Zuckerlösungen gestört werden kann. Unterschreitet die Konzentration der gebotenen Zuckerlösung eine bestimmte Schwelle, die allerdings jahreszeitlich stark schwankt, dann wird das Zuckerwasser von der Sammelschar abgelehnt (v. FRISCH 1935, LINDAUER 1948). Ich hatte jedoch nicht selten die Beobachtung gemacht, daß sogar reines Wasser von einigen wenigen Sammlerinnen getrunken wird. Wir stellen uns nun die Aufgabe, die sozialen Zusammenhänge dieser Umstellung aufzuklären.

Eine numerierte Sammelschar wird täglich zu verschiedener Zeit mit 2 mol Zuckerlösung gefüttert. Damit erreichen wir, daß auch während der Fütterungspausen einzelne Bienen am Versuchsplatz Nachschau halten. Zum eigentlichen Versuch wird eine dieser Kundschafterinnen gefüttert. Durch ihren Tanz schickt sie die ganze Sammelschar zum gewohnten Futterplatz, an dem jetzt aber Wasser geboten wird. Abb. 9 zeigt, daß die Wasserannahme stark schwankt — und zwar wieder in deutlichem Zusammenhang mit dem Wasserbedarf des Volkes.

Zum gleichen Ergebnis kommen wir, wenn wir das Wasser anschließend an die Fütterung mit der Zuckerlösung bieten (Abb. 10). Dabei taucht ein neues Problem auf: Verhalten sich die Bienen verschieden, je nachdem, ob sie zuvor konzentrierte oder verdünnte Zuckerlösungen gesammelt haben? Man wird vielleicht erwarten, daß der Übergang zum Wasser von nur schwach süßen Lösungen leichter als von stark konzentrierten sei. Die Bienen gingen jedoch *nicht* in jenen Versuchen eher zum Wassertrinken über, bei denen sie zuvor die nur schwach süße Lösung gesammelt hatten. Aus der Abb. 10 läßt sich sogar der Verdacht erheben, daß die Bienen umgekehrt nach der Fütterung mit 2 mol Lösung leichter Wasser tranken.

B. Der Einfluß individueller physiologischer Faktoren auf die Tätigkeit der Wassersammlerinnen

1. Die Bedeutung des Sammelalters beim Übergang von der Zuckerlösung zum Wasser

Wir haben feststellen können, daß Suchbienen, durch Tänze alarmierte Neulinge und alte Sammlerinnen ihre Entscheidung an der Wasserstelle nach den sozialen Bedürfnissen des Volkes richten. Aber warum — wir müssen hier auf eine bereits in der Einleitung gestellte Frage zurückkommen — zeigen Nektar- und Wassersammlerinnen zur gleichen Zeit, also bei gleichem Wasserbedarf des Volkes, ein so verschiedenes Verhalten? Während an der Tränke alle Bienen herzhaft

saugen, lehnen die meisten ihrer Kolleginnen, die auf Nektartracht ausfliegen, es ab, Wasser in den Stock zu bringen. Einige unter ihnen machen jedoch — wie eben (S.165) erwähnt — eine Ausnahme! Wir möchten nunmehr wissen, was diese Sonderlinge auszeichnet.

Um das Ergebnis vorwegzunehmen: *Die Umstimmung vom Nektarsammeln zum Wassersammeln erfolgt um so leichter, je kürzer die vorausgehende Sammelzeit an der Nektarquelle war.* Dies läßt sich durch folgende Versuche zeigen:

1. Numerierte Bienen sammeln seit Tagen eine halbmolare Zuckerlösung; Neulinge werden sorgfältig abgefangen und getötet. Nun wird die Konzentration der Zuckerlösung auf 2 mol erhöht und alle Neulinge

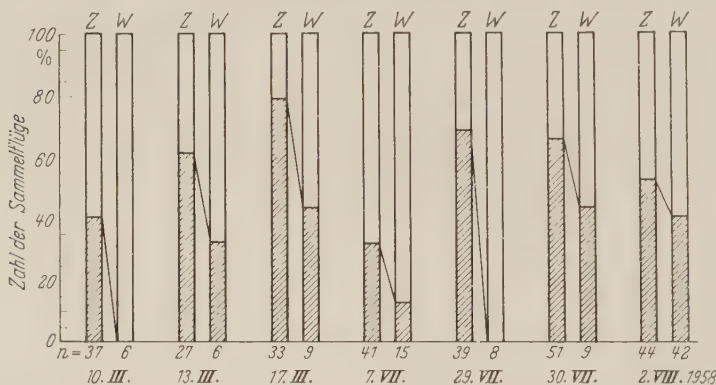


Abb. 11. Am Futterplatz wird die Zuckerlösung (Z) durch Wasser (W) ersetzt: Anteil der Sammelflüge von neuen (leerer Teil der Säulen) und „alten“ Sammlerinnen (schraffierter Teil) an der Zuckerlösung vor und am Wasser nach dem Wechsel. Die Sammlerinnen hohen Sammelalters nehmen das Wasser seltener an als die Neulinge. Die ersten drei Versuche im Bienenraum, die übrigen auf dem Oberwiesenfeld. Der Unterschied ist gesichert (GREENWOOD 1913)

werden am Futtergefäß zugelassen und markiert. Nach 30—60 min wird das Futtergefäß gegen ein gleichartiges, aber mit Wasser gefülltes Gefäß ausgetauscht. Während der letzten 10 min der Zuckerfütterung werden die Anflüge von „alten“ und „neuen“ Sammlerinnen gezählt; ebenso wird in der halben Stunde, die dem Wechsel zum Wasser folgt, jedes Trinken von „neuen“ und „alten“ Sammlerinnen protokolliert. Ich habe diesen Versuch dreimal im Bienenraum und viermal auf dem Oberwiesenfeld durchgeführt. Abb. 11 bringt das Ergebnis dieser 7 Versuche.

Bienen, die erst kurze Zeit die Zuckerlösung sammeln, trinken das Wasser in weit größerer Zahl, als Bienen, die schon mehrere Tage als Nektarsammlerinnen tätig sind.

2. Am Futtertischchen werden 2 mol-, $\frac{1}{2}$ mol- Rohrzuckerlösung und Wasser zur Wahl geboten. Alle Bienen der Sammelschar trinken nur

von der konzentrierten Lösung. Nun werden die Seitenflächen des Beobachtungsstockes mit Heizlampen bestrahlt. Ein Teil der Sammelbienen zieht nun die verdünnten Lösungen vor (vgl. LINDAUER 1954). Auch hier lassen sich nur die Bienen zum Wassersammeln umstimmen,

Tabelle 2. Die Bevorzugung von verschiedenen konzentrierten Zuckerlösungen und Wasser bei Überhitzung in ihrer Abhängigkeit vom Sammelalter

Biene Nr.	Sammelalter (für Zucker- lösungen) in Tagen	Zahl der Besuche bei			Prozentualer Anteil der Besuche an 1/2 mol-Lösung und Wasser
		2 mol-	1/2 mol-	Wasser	
		Zuckerlösung			
122	14	14	0	0	0
27	5	7	1	0	12,5
29	5	3	1	0	25,0
42	4	5	0	1	16,7
402	4	3	2	1	50,0
504	4	7	9	3	63,2
300	2	11	5	0	45,5
400	1	0	9	7	100

die erst kurze Zeit Zuckerwasser gesammelt hatten (Tabelle 2). Die Zeitspanne, die die Zuckerwasser-Sammlerin schon am Futterplatz bzw. die Wassersammlerin schon an der Tränke gesammelt hat, sei im folgenden als „Sammelalter“ bezeichnet.

Noch genauer als in Tagen läßt sich das Sammelalter durch die Zahl der Sammelflüge ausdrücken. In 62 Versuchen habe ich das Verhalten der Bienen beim Über-

gang vom Zuckerwasser-sammeln zum Wasser-sammeln nach einer verschiedenen Zahl von Sammelflügen zur Zuckerlösung beobachtet.

Sie sind in Tabelle 3 zusammengestellt: Die Mehrzahl der Bienen zögerte also bereits nach drei Flügen zur Zuckerlösung, das Wassersammeln wieder aufzunehmen. Ein einziger Flug

zur Zuckerlösung hielt dagegen die Bienen nicht ab, wieder zum Wassersammeln überzugehen. Ohne bemerkbare Unruhe tranken sie wieder Wasser! Hatten die Bienen dagegen längere Zeit die Zuckerlösung eingetragen, dann war in diesen Tagen eine solch starke Bindung an die

Tabelle 3. Verhalten der Sammlerinnen gegenüber Wasser nach einer verschiedenen Zahl von Flügen zur Zuckerlösung

Zahl der Sammelflüge an der Zuckerlösung	Zahl der Versuche	Verhalten der Sammlerinnen am Wasser (in %)		
		kein Zögern	leichtes Zögern	deutliches Zögern
1	16	94	6	0
2	5	60	20	20
3	14	29	14	57
4	10	10	10	80
5	3	0	0	100
8	7	14	0	86
11	3	0	0	100
12	2	0	0	100
3 Tage	2	0	0	100

neue Tätigkeit erfolgt, daß sie nunmehr — obwohl weiterhin Wasserbedarf bestand — das Sammeln von Wasser entschieden und dauerhaft ablehnten.

2. Die Umstimmung vom Wassersammeln zum Nektarsammeln

Wir haben uns bisher nur mit der Frage beschäftigt, ob und unter welchen Bedingungen ein Übergang vom Nektar- zum Wassersammeln möglich ist. Die Umstimmung in umgekehrter Richtung, also vom Wasser- zum Nektarsammeln, scheint demgegenüber von geringer Problematik zu sein. Trinken doch im allgemeinen — Überhitzung ausgenommen (vgl. S. 167) — die Wassersammlerinnen gerne eine gebotene Zuckerlösung und beachten das bis dahin gesammelte Wasser nicht mehr. Um so überraschender ist es, daß beide Übergänge in besonderen Fällen wiederholt werden können.

Hierzu ein eindrucksvolles Beispiel: Von einem erst vor wenigen Tagen im Bienenraum aufgestellten Volk wird am 2. 12. (die Bienen waren also in der Winterruhe) eine kleine Sammelschar *mit Wasser* zu einem Futtertischchen dressiert. 16 Bienen trinken eifrig und werden numeriert. Nach wenigen Stunden wird die Fütterung abgebrochen und nach einer Pause am Futterplatz eine einmolare Lösung aufgestellt. Alle 12 am Dressurtisch erscheinenden Bienen trinken sofort die Zuckerlösung! Am folgenden Tag wird wieder Wasser geboten: 10 Bienen der letzten Zuckerfütterung finden sich ein und sammeln das Wasser. An den folgenden Tagen wird noch mehrmals abwechselnd Wasser und Zuckerlösung geboten. Wie Abb. 12 zeigt, sind auch weiterhin fast alle Bienen *abwechselnd als Nektar- und als Wassersammlerinnen* tätig.

Zum Vergleich versuchte ich gleichzeitig mit einer zweiten Sammelschar desselben Volkes, die aber schon einen Tag Zuckerlösung gesammelt hatte, die gleichen Versuche durchzuführen. Ein Übergang von der Zuckerlösung zum Wasser wurde jedoch von fast allen Bienen abgelehnt.

Auch an diesem Beispiel zeigte sich also die Vorliebe der Wassersammlerinnen für die Zuckerlösung. Gehen wir jedoch diesem Problem noch weiter nach, so kommen wir zu einem interessanten Ergebnis. Wir wollen dazu die in Tabelle 3 zusammengestellten Versuche mit *Wassersammlerinnen* von hohem Sammelalter wiederholen. Zwar sammeln die meisten Bienen nur wenig Tage an der Tränke, aber es gibt doch einige, die sich weit über eine Woche an ihr einfinden. Tabelle 4 zeigt, daß auch an das Wassersammeln — wenn auch langsamer — eine Bindung erfolgt, die mit zunehmendem Sammelalter immer fester wird. Eine Wassersammlerin von hohem Sammelalter kann im Wahlversuch sogar Wasser einer Zuckerlösung vorziehen — und dies, obwohl nur geringer Wasserbedarf besteht! Dies sei an einem Beispiel genauer geschildert:

Die Biene Nr. 221 sammelt seit dem 10. 3. an der Tränke; sie war vorher nicht als Sammlerin tätig gewesen. Am 17. 3. wird das Wassergefäß gegen eine Schale mit 2 mol Zuckerlösung ausgetauscht. Die Biene sammelt mit immer größeren Pausen. Am folgenden Tag entdeckt sie eine neue Tränke. Von nun an befliegt sie abwechselnd diese und die Zuckerwasserschale am alten Platz. Und zwar trägt sie bei 13 von 22 Sammelflügen, die sie innerhalb von 2 Std durchführt, Wasser in den Stock und nur neunmal die 2 mol Zuckerlösung. Kehrt sie mit der Zuckerlösung in den Stock zurück, dann ist die Abnahme stürmisch und hat einen

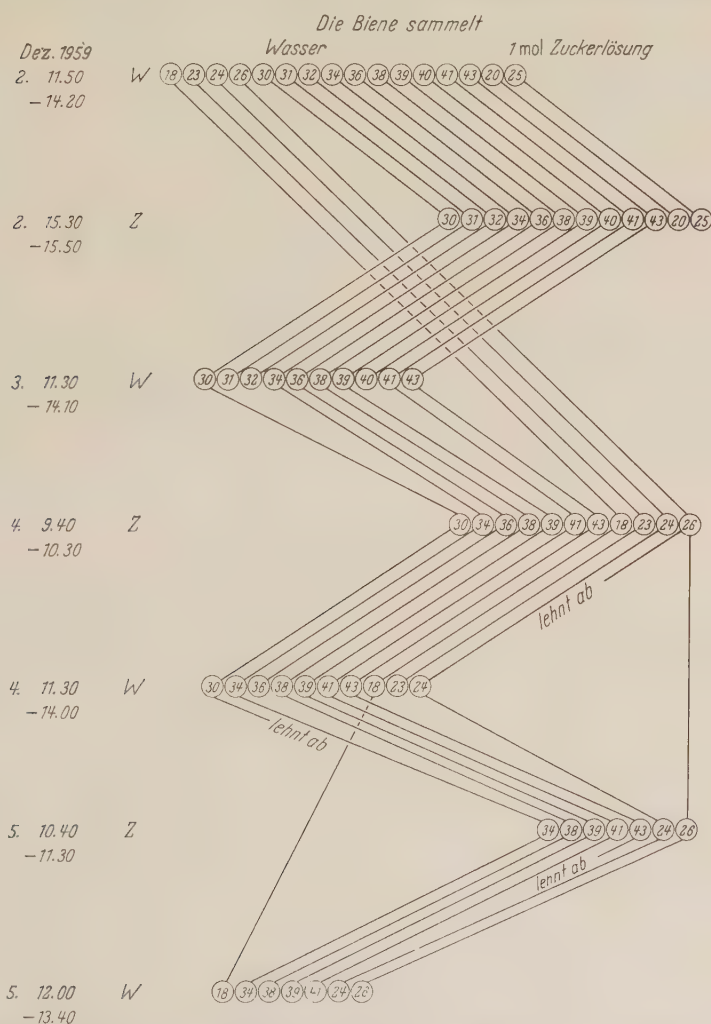


Abb. 12. Numerierte Neulinge werden vom Flugloch mit Wasser zu einem Dressurplatz gelockt und dort für einige Stunden mit Wasser (W) oder Zuckerlösung (Z) gefüttert. Es ist schematisch der Wechsel der Bienen zwischen der Wasser- und der Zuckerwasser-Sammeltätigkeit bei den einzelnen Fütterungen dargestellt. Die meisten Bienen führen die beiden Tätigkeiten abwechselnd aus, nur wenige lehnen ab

Werbetanz zur Folge. Sie selbst sammelt daraufhin aber nicht die Zuckerlösung, sondern fliegt wieder zum Wasser! Am 19. 3. steigt der Wasserbedarf etwas; daraufhin trinkt unsere Sammlerin nur bei 2 von 14 Sammelflügen an der Zuckerschale. Der Wasserbedarf war keineswegs akut, wie die verhältnismäßig langen Abgabezeiten zeigen. Ihre Kolleginnen mit niederem Sammelalter kommen zur gleichen Zeit nur zur Zuckerlösung.

Tabelle 4. *Der Einfluß des Sammelalters auf die Wasserannahme nach Zwischenfütterungen mit Zuckerlösung*

Sammelalter an der Tränke (in Tagen)	Prozentzahl der Wassersammlerinnen, die nach			
	1—2	3—4	5—8	9—15
	eingeschobenen Flügen zur Zuckerlösung ohne Zögern wieder Wasser eintragen (in Klammern Zahl der Versuche)			
1—2	86% (21)	13% (16)	0% (9)	0% (5)
3—4	100% (4)	56% (16)	0% (1)	0% (5)
5—8	100% (2)	65% (31)		50% (10)
9—12	100% (7)	100% (3)	100% (2)	100% (5)

Für die sozialen Bedürfnisse können die aufgezeigten Erscheinungen von großer Bedeutung sein: In Zeiten geringen Wasserbedarfes kommen einige Wassersammlerinnen zwischen Flügen zu Nektar- und Pollenquellen immer wieder zur Tränke, vergessen sie also nicht. Wird wieder Wasser benötigt, muß sie nicht neu gefunden werden.

C. Der Einfluß von Geruchs- und Geschmacksstoffen auf die Wasserannahme

1. Die Bevorzugung von Urin durch die Wassersammlerinnen

Bisher waren die Bienen in ihrem Verhalten gegenüber reinem, völlig geruchlosem Wasser untersucht worden. In der Natur treffen sie aber nie auf reines Wasser. Dem Imker ist es wohlbekannt, daß sie als Tränke bevorzugt „kleine Tümpel mit totem Laub und anderen verwesenden Stoffen darin, mit Blättern verstopfte Gassen, die kleinen Lachen, die sich manchmal auf Kuhfladen sammeln und die Abflüsse von Misthaufen“ aufsuchen (BUTLER 1957). Aus diesen Beobachtungen ergeben sich Fragen: Besitzen im Wasser enthaltene Geschmacks- und Geruchsstoffe einen Einfluß auf die Tätigkeit der Wassersammlerinnen? Trinken die Bienen bei gleichem Wasserbedarf die verschiedenen Wassersorten in unterschiedlicher Zahl?

In einem ersten Versuch stellen wir einem aus der Winterruhe geweckten Volk im Bienenraum zwei Tränken zur Wahl: eine wird mit destilliertem Wasser, die andere mit menschlichem, unverdünnten Urin gefüllt. Nun warten wir auf Sammlerinnen; dabei wird darauf geachtet, daß eine Anlockung durch Werbetanz oder Bienengeruch nicht möglich ist. In 4 Tagen stellen sich nacheinander 54 Bienen an einer der Tränken

ein: 38 davon, also über 70%, an der mit Urin gefüllten Schale. Dieses Ergebnis stimmt gut mit zahlreichen imkerlichen Beobachtungen überein (v. BUTTEL-REEPEN 1915), scheint aber (s. u.) den experimentellen Ergebnissen von BUTLER (1940) und PISCITELLI (1959) zu widersprechen. So fand BUTLER, daß am Dressurtisch 10mal so viel Bienen Wasser als

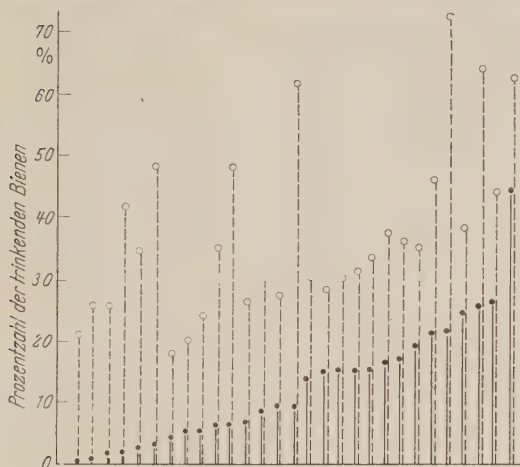


Abb. 13. Am Flugloch werden für 12 min Wasser (●) und nach einer Pause Urin (○) geboten und jeweils der prozentuale Anteil der trinkenden Bienen festgestellt. Die Bienen trinken Urin stets in größerer Zahl als Wasser

Urin sammelten. Wiederholen wir diesen Versuch, stellen wir also den *eingeflogenen* Wassersammlerinnen Urin und Wasser zur Wahl, so kommen wir zum gleichen Ergebnis wie BUTLER: Während $2\frac{1}{2}$ Std sammeln die Bienen 118mal an der Wasserschale und nur 44mal an der Urinschale!

Woher diese unterschiedlichen Resultate? Die Lösung liegt in den verschiedenen Versuchsbedingungen. Im zuletzt beschriebenen Versuch waren die Bienen — wie bei BUTLER (1940) — bereits einige Zeit zuvor an den Versuchstisch dressiert worden und gewöhnt, dort geruchsfreies Wasser vorzufinden. Wird dieses durch eine Flüssigkeit mit intensivem Geruch ersetzt, so stutzen die Sammlerinnen und bevorzugen im Wahlversuch das „bekannte“ Wasser. Ein ähnliches Zögern zeigt sich auch, wenn einer Sammelschar anstelle einer geruchsfreien Zuckerlösung diese nunmehr zusammen mit einem Duft geboten wird. Dies tritt selbst dann ein, wenn der Duft *nach* der Gewöhnung positiv auf Tanzlust und Sammeleifer wirkt (LINDAUER 1948. v. FRISCH, HERAN u. LINDAUER 1953).

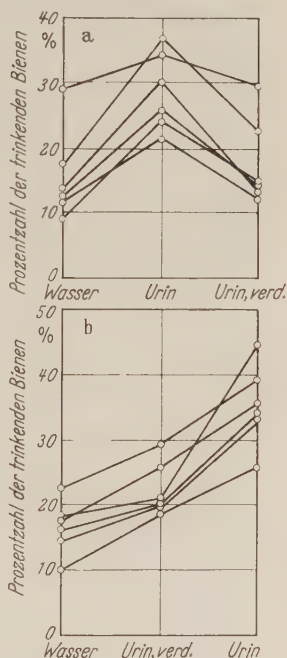


Abb. 14. Am Flugloch wird nacheinander für je 8 min Wasser, Urin und verdünnter Urin (a) bzw. Wasser, verdünnter Urin und Urin (b) geboten und der prozentuale Anteil der trinkenden Bienen festgestellt. Verdünnter Urin wird seltener getrunken als unverdünnter

Bei erstanfliegenden Neulingen fehlt die vorübergehende Dressur auf eine geruchsfreie Substanz; man könnte sagen, die Bienen wählen „unvoreingenommen“ und in diesem Falle wählen sie die Schale mit Urin.

Da sich die Fluglochbienen bei der Wasserannahme gleich wie erst-anfliegende Neulinge verhalten (vgl. S. 156), war zu erwarten, daß auch erstere Urin dem reinen Wasser vorziehen. Abb. 13 bestätigt diese Annahme: Im Mittel trinken 2—5mal so viele Bienen als bei destilliertem Wasser. Ein Zusammenhang mit der Jahreszeit und damit der Brutmenge war nicht zu erkennen. Zur Kontrolle wurde bei einigen Versuchen Jauche (von einem bäuerlichen Misthaufen) verwendet, wobei sich das gleiche Ergebnis zeigte. Während das Altern von Urin, trotz des zunehmend unangenehmen Geruches, nur eine geringe Abnahme der Bevorzugung zur Folge hatte, läßt eine Verdünnung diese — entgegen BUTLERS Befunden — klar zurückgehen (Abb. 14).

2. Die Bedeutung der Geruchsstoffe im Urin

Welche Faktoren bestimmen die Wahl der Bienen? Welche im Urin enthaltenen und im Wasser fehlenden Stoffe lösen die so auffallende Bevorzugung aus? Zwei Ansichten werden dazu vertreten: Nach der einen bevorzugen die Bienen die übelriechenden Wasserstellen „wegen des für sie anscheinend höchst verlockenden Geruches“ (BUTLER 1957), nach der zweiten wegen der in solchen Lösungen enthaltenen Geschmacksstoffe.

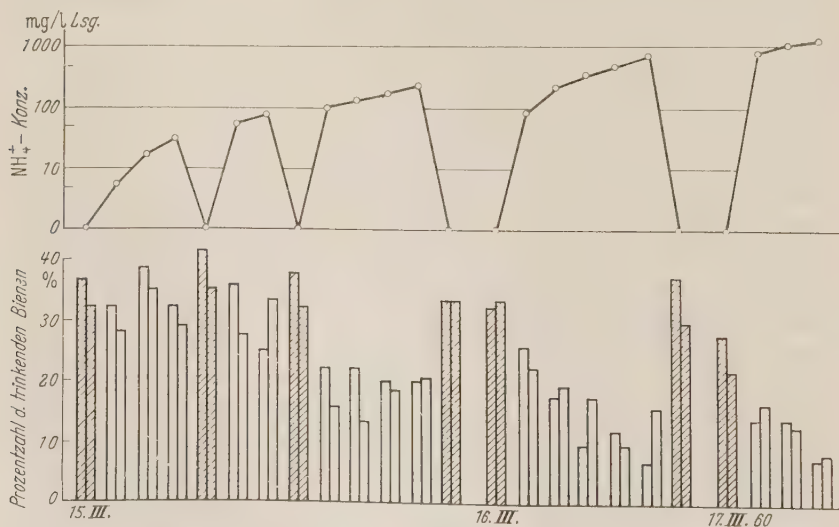


Abb. 15. Der Einfluß einer Ammoniakzugabe zum Tränkewasser auf die Wasserannahme. Jede der Doppelsäulen repräsentiert eine achtminütige Zählung. Die NH_4^+ -Konzentration ist in logarithmischem Maßstab eingetragen! : Zählungen bei NH_4^+ -freiem Wasser, : Zählungen bei NH_4^+ -haltigem Wasser

Die typischen Geruchsstoffe des Harns sind noch weitgehend unbekannt (WERLE u. SCHIEVELBEIN 1957). Die Überprüfung ihrer Bedeutung für die Wasserauswahl ist deshalb nur durch deren Ausschaltung in toto möglich. So wird Urin durch Schütteln mit Aktivkohle für den Menschen geruchsfrei: daß dies auch für die Bienen zutrifft, kann leicht durch eine Duftdressur (nach v. AUFSSESS 1960) festgestellt werden. Wie verhalten sich nun die Bienen gegenüber geruchlosem Urin? Zahlreiche Versuche ergaben, daß die Bevorzugung in etwa gleicher Stärke geblieben ist. Kontrollversuche zeigen, daß durch die Behandlung mit der Aktivkohle keine die Wasserannahme beeinflussenden Geruchsstoffe übertragen wurden. Angaben aus Imkerkreisen betonen eine Vorliebe der Bienen für ammoniakhaltiges Wasser; Abb. 15 widerlegt jedoch diese Annahme: Die Zugabe von Ammoniak fördert die Wasserannahme bei keiner der verwendeten Konzentrationen (5 bis 1000 mg NH_4^+ /l Lösung); bei Konzentrationen über 100 mg NH_4^+ /l tritt sogar eine deutliche Hemmung auf. Die im verwendeten Urin enthaltene Ammoniakmenge betrug 150—750 mg/l Harn, wirkt also sogar hemmend auf die Wasserannahme (vgl. S. 175).

3. Die Bedeutung der Geschmacksstoffe im Urin

Die mengenmäßig bedeutendsten Urinbestandteile sind nach WERLE u. SCHIEVELBEIN (1957) jeweils in Gramm pro Tagesharn: Harnstoff 20—35; Na^+ 3—6; Cl^- 6; davon als NaCl etwa 6—16; K^+ 1,7—3,4, PO_4^{3-} 2,5—3,5; SO_4^{2-} 2,0—3,5 und Harnsäure 0,1—2,0.

a) *Harnstoff und Harnsäure.* Der Harn stellt eine etwa 1—3,5%ige Harnstofflösung dar. In 18 Versuchen habe ich das Verhalten der Bienen gegenüber destilliertem Wasser, einer 2,5%igen und einer 5%igen Harnstofflösung untersucht. Wie Abb. 16 zeigt, trinken die Bienen alle drei Flüssigkeiten in etwa gleichem Maße. Zum Vergleich sei erwähnt, daß uns bereits die 2,5%ige Lösung stark bitter und die 5%ige Lösung völlig ungenießbar erscheint. Die Bienen zeigen hier, wie auch gegenüber Chinin und anderen Bitterstoffen (v. FRISCH 1935) eine geringe Empfindlichkeit.

Harnsäure ist im Urin in Konzentrationen zwischen 0,0001 und 0,2% enthalten. Innerhalb dieser Grenzen ist sie für die Wasserannahme ohne Bedeutung.

b) *Natriumchlorid.* PREUSS' (1900) Beobachtung, daß die Bienen mit Kochsalz versetztes Wasser dem reinen Brunnenwasser vorziehen, ist in der Folgezeit vielfach bestätigt worden. Doch die Angaben über die Optimalkonzentration schwanken von 0,1% bis nahezu gesättigt (PREUSS 1900, BETTS 1932, KUNZE 1928, HERROD-HEMPSTALL 1931, HARRISON 1932, BUTLER 1940, PISCITELLI 1959). Tabelle 5 bestätigt zunächst ebenfalls die PREUSSsche Angabe; weiterhin zeigt sie, daß das

Optimum in ziemlich weiten Grenzen, in unseren Versuchen zwischen 0,3 und 10%, und ohne Beziehung zur Jahreszeit schwankt. Die 1%ige Lösung wird in allen Fällen noch häufiger, die gesättigte Lösung seltener

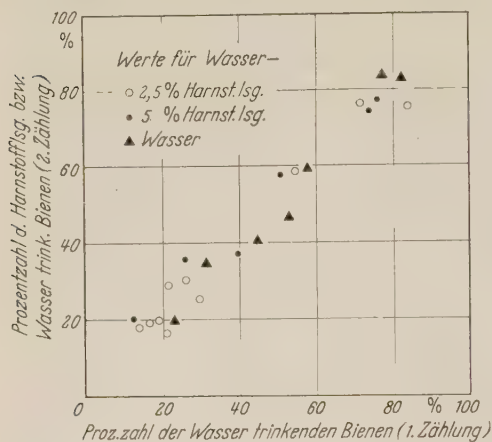


Abb. 16. Am Flugloch wird für 12 min destilliertes Wasser (1. Zählung) und nach zehnminütiger Pause für ebenfalls 12 min erneut Wasser oder 2,5 % oder 5 % Harnstofflösung (2. Zählung) geboten und jeweils der Anteil der trinkenden Bienen gezählt. Die Werte der Messungen Wasser — 2,5 % Harnstofflösung sind als $\circ$, die der Messungen Wasser — 5 % Harnstofflösung als $\bullet$ und die der Kontrollmessungen Wasser — Wasser als Δ eingetragen. (Die Werte für die extrem hohen Wasserannahmen um 80 % wurden nach einer Schlechtwetterperiode gewonnen)

als destilliertes Wasser angenommen. Die Bevorzugung zeigt sich auch in der Lebhaftigkeit, mit der die Sammelflüge ausgeführt werden. So betrug der Zeitintervall zwischen zwei Sammelflügen bei der Biene Nr. 116 bei Wasser 6 min 45 sec (± 8 sec), bei der Salzlösung 6 min 5 sec (± 4 sec); der Unterschied ist also real ($p = 0,0003$).

Die Vorliebe der Wassersammlerinnen für 10%ige NaCl-Lösungen ist überraschend, bewirkt doch schon eine Zugabe geringer Kochsalzmengen eine Vergällung von Zuckerlösungen für die Nektarsammlerinnen (v. FRISCH 1935).

c) Andere Mineralsalze.

Alle anderen, im Urin in größerer Menge vorkommenden Salze stehen in ihrer Beliebtheit bei den Wassersammlerinnen weit hinter dem Kochsalz zurück. So erhielt ich bei

Tabelle 5. Bestimmung der optimalen Annahme von Kochsalzlösungen.
(Die beste Annahme ist kursiv geschrieben)

Datum 1960	Prozentzahl der trinkenden Bienen bei								Aqua dest.
	Aqua dest.	0,03 %	0,1 %	0,3 %	1 %	3,3 %	10 %	gesättigt	
		Kochsalzlösungen							
18. 3. ¹	3	3	7	7	19	15	21		4
19. 3. ¹	3	3	5	17	25	24	9	1	
25. 3. ¹	8	15	14	30	29	32	15	7	9
5. 4.	16		18	22	12	19	16	2	10
6. 6.	19	21	25	27	25	18	28	11	16
7. 6.	25	23	32	32	32	38	41	18	24
8. 9.	6			25	47	30	26	5	8
9. 9.	19		28	43	33	33	27	14	
10. 9.	16		22	29	32	25	31	16	21

¹ Im Bienenraum durchgeführt.

einem Vergleich zwischen Natriumchlorid- und Kaliumchloridlösungen folgende Werte (Tabelle 6).

Von allen untersuchten Verbindungen kann also nur für Natriumchlorid eine deutlich positive Wirkung auf die Wasserannahme nachgewiesen werden. Sein entscheidender Einfluß läßt sich noch durch folgenden Versuch aufzeigen: In wechselnder Reihenfolge werden nacheinander destilliertes Wasser, Urin und Kochsalzlösung geboten. Da der Natriumchloridgehalt des Urins bestimmt wurde (BRYANT, SOB, PHILLIPS u. BLECHA 1949), war ein genauer Vergleich mit einer Kochsalzlösung ebenfalls bekannter Konzentration möglich. Abb. 17 zeigt den Verlauf von drei Versuchen; sie zeigen, daß die Zahl der trinkenden Bienen tatsächlich gleich ist, wenn beide die gleiche Kochsalzmenge enthalten! Im Harn scheinen noch geringfügig hemmende Stoffe vorzukommen, die die Wirkung des Natriumchlorids mindern (Abb. 17). Für diese Hemmung dürfte in erster Linie der im Urin enthaltene Ammoniak verantwortlich sein (s. S. 173).

Weshalb die Bienen die Kochsalzlösungen bevorzugen, läßt sich noch nicht beantworten. Während ELSE (1956) berichtet, daß die Bienen nach Zusatzfütterungen mit Mineralsalzen aktiver und langlebiger als normale Bienen waren, fand MAURIZIO (1946), daß mineralstofffrei gehaltene Bienen eine längere Lebensdauer besitzen. Die Menge des aufgenommenen Kochsalzes steht zeitweise sicher nicht in Beziehung zu einem tatsächlichen Bedarf. So trank ein mittelgroßes Volk im August 1960 bei sonst geringem Wasserbedarf von einer 77%igen Kochsalzlösung in 2 Tagen 69 ml. nahm also knapp 5 g Natriumchlorid auf. Dies entspricht der Kochsalzmenge, die in etwa 11 kg Pollen (sonst der Hauptquelle für Mineralstoffe) enthalten ist.

Nach PISCITELLI (1959) besteht zwischen der Annahme von Ringerlösung und der Menge offener Brut ein deutlicher Zusammenhang. Die Bienen bevorzugten in meinen Versuchen aber Natriumchloridlösungen

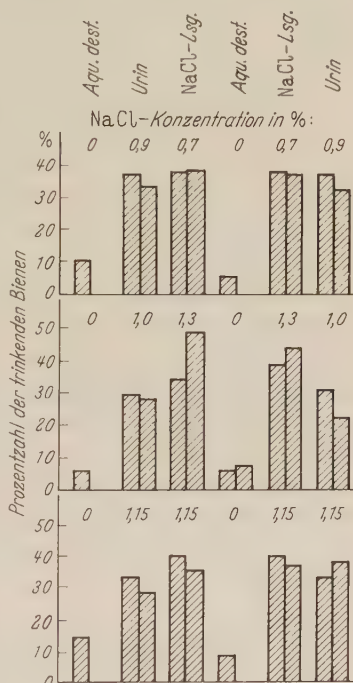


Abb. 17. Für zweimal 4 min wird den Bienen am Flugloch nacheinander destilliertes Wasser, Urin und Natriumchloridlösung geboten und die prozentuale Annahme ausgezählt. Dabei sind der NaCl-Gehalt von Urin und Kochsalzlösung bekannt, im dritten Versuch (unterste Reihe) zudem genau gleich

auch im Spätherbst bei einem Zweiwabenvolk, das in völlig brutfreiem Zustand war. Ebenso bevorzugten sie Salzlösungen bei einer Überhitzung des Stockes, wenn sie die eingetragene Flüssigkeit also nicht für die Brutammen, sondern für die Temperaturregulierung benötigten. PISCITELLI versuchte die Bedeutung des verfütterten Natriumchlorids

Tabelle 6. *Die Bevorzugung von Natriumchloridlösungen gegenüber Kaliumchloridlösungen gleicher Konzentration*

Konzentration %	Annahme am Flugloch in % der kostenden Bienen		Konzentration %	Annahme am Flugloch in % der kostenden Bienen	
	NaCl-Lösung	KCl-Lösung		NaCl-Lösung	KCl-Lösung
0,1	22	19	3,3	25	0
0,3	29	13	10	31	0
1	32	5	gesättigt	16	0

mit Hilfe von Isotopen zu klären; sie verfütterte dazu Natriumphosphat mit ^{32}P in einer Zuckerlösung. Die Bienen sammeln aber von sich aus kaum Natriumphosphatlösungen; ferner müssen die verschiedenen Ionen im Körper nicht notwendigerweise miteinander weitergegeben werden. Deshalb ist es schwierig, aus ihren Ergebnissen eine gesicherte Aussage über den Grund der NaCl-Bevorzugung zu machen. Auch die Ansicht mancher Imker, Kochsalz sei ein Heilmittel gegen Nosema, trifft nicht zu (HIMMER 1928).

D. Die Wahrnehmung der Luftfeuchte und die Lokalisierung der Hygrorezeptoren

1. Über das erste Auffinden der Tränke durch die Bienen

Das Bienenvolk steht immer wieder vor der Aufgabe, Wasserstellen ausfindig zu machen. So etwa, wenn der Schwarm eine neue Wohnung bezieht oder wenn die gewohnte Tränke versiegt. Während der Winterruhe vergessen die Bienen ihre Tränke jedoch nicht (BUTLER 1940). Wir haben schon wiederholt auf die besondere Bedeutung des *ersten* Sammelfluges hingewiesen, den die Biene eines Volkes zu einem Trachtplatz ausführt, können doch durch den Werbetanz dieser einen Biene zahlreiche andere Sammlerinnen zu dieser Tracht geschickt werden. Ergänzend zu unseren Untersuchungen über die Tätigkeit der Wassersammlerinnen muß uns deshalb interessieren, welche Sinneseindrücke die Suchbiene zu einer neuen Wasserstelle leiten.

Daß die Bienen häufig an „übelriechenden“ Wasserstellen anzutreffen sind, wurde schon angeführt. Zwar konnte gezeigt werden, daß die Geruchsstoffe für die Wasserwahl ohne Bedeutung sind, doch ist damit noch nicht gesagt, daß sie auch für die Anlockung unwichtig sind. Tat-

sächlich fliegen suchende Bienen eine übelriechende Tränke — und zwar wegen ihres Geruches — häufiger an als eine geruchsfreie. Dies läßt sich durch folgenden Versuch zeigen: Im Bienenraum werden zwei mit reinem Wasser bzw. Urin gefüllte Blechwannen aufgestellt; Drahtgaze bedeckt beide und hindert die Bienen, an den Flüssigkeiten zu saugen. Auf die Gitter wird jedoch ein mit Wasser gefülltes Schälchen gestellt. Bienen, die an einer der beiden Anordnungen Wasser trinken, werden abgefangen. In vier Beobachtungstagen ergab sich, daß von 57 Neulingen — die alten Wassersammlerinnen waren zuvor abgefangen worden — 80 % an die nach *Jauche* duftende Wasserstelle flogen.

Es sind aber nicht nur Geruchsreize allein, die die Suchbienen an die Wasserfläche locken. Lassen wir bei unserer Wahlanordnung eine der Wannen leer — die Schälchen sind auch jetzt mit Wasser gefüllt —, geben in die andere aber Wasser, so fliegen 78 % von 42 Bienen zur Tränke mit der größeren Wasserfläche. Dies legt die Annahme nahe, daß die Bienen *die über der Wasserfläche erhöhte Luftfeuchte wahrnehmen können*. Eine optische Wahrnehmung der Wasserfläche durch die engmaschige Drahtgaze ist nicht auszuschließen, ist jedoch — wie sich später zeigen wird — ohne Bedeutung (s. S. 180).

Zur Feuchtwahrnehmung liegen bisher nur wenige Angaben vor. HERTZ hat 1934 ein eigenartiges Verhalten der Bienen in der Nähe einer Flüssigkeit beschrieben. Ihre Sammlerinnen streckten auf der Suche nach Futter „den Rüssel aus und züngeln damit in die Tiefe der Ritze“. HERTZ (1935) hat die von ihr vermutete Feuchtwahrnehmung weiter untersucht. Sie fütterte eine Sammelschar mit Zuckerwasser, das sie in einer großen, mit Drahtgaze bedeckten Glasschale bot und stellte nach einigen Stunden mehrere Glasnäpfchen zur Wahl. Die Bienen suchten nur an Näpfchen, die Wasser, Salzwasser, Zitronensaft, Milch oder feuchte Erde enthielten, während sie die gleichen Näpfchen, leer, mit Alkohol oder Glycerin besetzt, nicht befliegen. Die Wahrnehmung von Wasser untersuchte auch RIBBANDS (1935) mit einer Art Duftdressur.

Ein exakter Beweis, daß die Dressurergebnisse auf der Wahrnehmung von Leuchtfeuchte- und nicht der von Geruchsunterschieden beruhen, ist jedoch in beiden Fällen nicht erbracht worden. Es war deshalb erforderlich, die Existenz eines Feuchtesinnes, dessen Leistungsfähigkeit und schließlich die Lokalisierung der Hygrorezeptoren zu untersuchen.

2. Die hygrotaktische Einstellung der Bienen in der Alternativkammer

Zur Untersuchung des Feuchtesinnes bei *Arthropoden* wird meist die von GUNN u. KENNEDY (1936) entwickelte Alternativkammer verwendet. Die ersten Versuche mit Bienen führte VERRON (1955), jedoch mit nur geringem Erfolg aus; nur bei Gruppen von mehr als 10 Bienen stellte er eine leichte Bevorzugung der Trockenseite fest.

Für meine eigenen Versuche verwendete ich zunächst eine Alternativkammer von 25 cm Durchmesser und 5 cm Höhe (Abb. 18). In einem Abstand von 15 mm

von der Deckplatte ist ein Drahtnetz eingesetzt; damit die Tiere leichter zur Ruhe kommen, ist es notwendig dieses mit Spuren von Propolis zu überziehen (LAVIE u. ROTH 1953). Unter dem Gitter liegt eine unterteilte Petri-Schale, in deren Hälften Wasser bzw. konzentrierte Salzlösungen eingefüllt werden. Die Alternativkammer befindet sich in völliger Dunkelheit, nur zu den Ablesungen wird rotes



Abb. 18. Querschnitt durch die Alternativkammer: Pe_1 Petri-Schale von 25 cm Durchmesser und 5 cm Höhe, Pe_2 durch einen Steg unterteilte, etwas kleinere Petri-Schale mit Wasser und konzentrierte Salzlösungen in beiden Hälften, Gt mit Propolis überzogenes Gitter, De Deckplatte

Licht eingeschaltet. Die Versuche werden bei 25° C durchgeführt; Temperaturunterschiede zwischen beiden Seiten bleiben unter der von HERAN (1952) gefundenen Wahrnehmungsschwelle von 0,2° C. Für jeden Versuch werden 4–5 Bienen eingesetzt, denen die Flügel zu $\frac{4}{5}$ beschnitten waren; dies verhinderte einen zu schnellen Feuchteausgleich durch das Fächeln der Bienen.

Der Standort der Bienen wird von der 15. bis zur 90. Min nach dem Einsetzen in 5-min-Abständen abgelesen. Die Berechnung der Intensität der Reaktion erfolgt nach BENTLEY (1944) mit der Formel $J = \frac{100 (F - T)}{N}$ wobei F die Zahl der Bienen auf der feuchten, T die auf der trockenen Seite und N die Gesamtzahl der eingesetzten Bienen, also $F + T$ die auf einem 15 mm breiten Mittelstreifen befindlichen Bienen, darstellt. Negative Intensität bedeutet also Vorliebe für die trockene Seite.

Die Ergebnisse der Versuche sind in Tabelle 7 zusammengestellt. Sie zeigt, daß die Bienen in meiner verbesserten Apparatur auch in kleinen Gruppen eine klare Reaktion zeigen. Bei vier Feuchtepaarungen bevorzugten sie deutlich die trockenere Seite. Lediglich bei den geringen Unterschieden zwischen 93 und 98 % r. F. wird ihre Entscheidung unsicher.

Tabelle 7. Intensität der Feuchtereaktionen in der Alternativkammer (Feuchte in Prozent r. F. nach Hygrometermessungen)

Versuch Nr.	Intensität der Reaktion (negative Intensität = Aufenthalt in der trockenen Hälfte) bei den Feuchtepaaren					
	52 % gegen 52 %	41 % gegen 92 %	65 % gegen 94 %	77 % gegen 96 %	87 % gegen 98 %	93 % gegen 98 %
1	– 37	– 45	– 29	– 60	– 51	– 1
2	– 65	– 49	– 90	– 83	– 16	– 19
3	+ 73	– 14	– 56	– 52	– 18	+ 1
4	+ 18	– 2	– 67	– 68	– 34	– 7
5	– 10	– 10	– 45	– 75	– 24	
6	+ 48	– 18	– 26	– 72	– 15	
7	– 20	– 25	– 51	– 62		
8			– 55			
9			– 53			
Mittel	– 1	– 23	– 52	– 69	– 26	– 7

3. Die Dressur auf Wasserschalen

Ich habe versucht, diese Ergebnisse durch Dressurversuche zu erhärten. Dazu verwendete ich in verfeinerter Form die Hertzsche Methode (vgl. S. 177).

Zur Dressur werden vier gleichartige Petri-Schalen von 12 cm Durchmesser aufgestellt. Jede der vier Schalen ist mit engmaschigem Drahtnetz überzogen, eine mit verdünnter Zuckerlösung bis knapp unter die Drahtgaze gefüllt. Eine Sammelschar von 5–10 markierten Bienen kann am Dressurtisch sammeln; dieser wird laufend gedreht, so daß die Bienen die Futterschale bei jedem Anflug in einer anderen Lagekombination auffinden. Jede halbe Stunde werden alle Schalengarnituren erneuert, um eine Markierung durch den Sterzelduft zu vermeiden. Nach 2 Std wird die Dressurplatte gegen eine gleichartige Versuchsplatte ausgetauscht, bei der drei Schalen leer sind, der Boden der vierten Schale jedoch mit Wasser bedeckt ist. Der Abstand zwischen Gitter und Wasserfläche ist so gewählt, daß die Bienen diese mit ihrem Rüssel nicht erreichen können. Während 5 min wird gezählt, wie oft sich die Bienen auf jedem der vier Gitter niedersetzen. Der Platz der Wasserschale ist in jedem Versuch verschieden und fällt nie mit dem letzten Platz der Futterschale zusammen. Im Anschluß an den Versuch wird erneut gefüttert und nach etwa 20 min ein neuer Versuch durchgeführt.

Tabelle 8 bringt die Ergebnisse von neun Versuchen. Die Bienen haben in allen Fällen die mit Wasser gefüllte Schale bevorzugt, sie also klar von den leeren Schalen unterschieden. Die Sammlerinnen zeigen

Tabelle 8. *Ergebnisse der Schalendressuren mit normalen Bienen auf destilliertes Wasser*

Protokoll-Nr.	Zahl der		Prozentualer Anteil der Anflüge auf			
	Bienen	Anflüge	Wasser	leer*	leer	leer
1	5	27	59,3	7,4	11,1	22,2
2	6	33	66,3	15,1	9,0	9,0
3	5	33	69,7	12,1	9,1	9,1
4	5	26	65,4	7,7	15,4	11,5
6	6	7	100	0	0	0
7	6	3	66,7	0	33,3	0
8	8	11	81,8	9,1	0	9,1
8a	6	35	62,9	17,1	14,3	5,7
9	7	13	76,9	0	7,7	15,4
Mittel aus 9 Versuchen			72,2	7,6	11,2	9,0

Das Sternchen kennzeichnet die Stelle, an der vor dem Versuch zuletzt gefüttert worden war.

beim Versuch ein charakteristisches Verhalten. Sie fliegen meist zuerst zur Schale, die auf dem letzten Futterplatz steht, merken meist noch vor dem Niedersetzen ihren „Fehler“ und umfliegen die ganze Versuchsplatte. Sie fliegen dabei die Schalen möglichst in Gitterhöhe und entgegen der Windrichtung an.

Haben die Bienen die mit Wasser gefüllte Schale auf Grund der über ihr herrschenden erhöhten Luftfeuchte erkannt? Oder standen den Bienen noch andere Möglichkeiten zur Unterscheidung zur Verfügung? Es wäre denkbar, daß die Bienen trotz des engmaschigen Drahtgitters die Wasserschale *optisch* wahrgenommen haben. Um dies zu überprüfen, habe ich bei einigen Versuchen in eine der drei Kontrollschalen geruchloses Glycerin eingefüllt; die Dressur erfolgte jedoch in der oben beschriebenen Weise, also ohne Glycerin. Die Bienen unterschieden — wie Tabelle 9 zeigt — die Glycerinschale nicht von einer der leeren

Tabelle 9. *Ergebnisse der Schalendressur mit normalen Bienen auf destilliertes Wasser*

Protokoll-Nr.	Zahl der		Prozentualer Anteil der Anflüge auf			
	Bienen	Anflüge	Wasser	leer*	leer	Glycerin
54	10	76	52,6	32,9	6,6	7,9
55	5	12	83,4	8,3	8,3	0
56	6	49	57,2	22,4	10,2	10,2
57	6	59	57,5	15,3	15,3	11,9
Mittel von 4 Versuchen			62,7	19,7	10,1	7,5

Schalen. Weiter spricht gegen eine optische Unterscheidung, daß antennenlose Bienen die Wasserschale nicht mehr auffinden (s. S. 184). Weiterhin wäre möglich, daß das verwendete destillierte Wasser für die Bienen eine wahrnehmbare *geruchliche Markierung* aufwies, so daß die Bienen nicht auf hohe Luftfeuchten sondern auf diesen schwachen Geruch dressiert wurden und ihn im Versuch wieder erkannten. Um dies zu vermeiden benutzte ich in anderen Versuchen für Dressur und Versuch *verschiedene Wassersorten*. Dabei fütterte ich mit einer aus destilliertem Wasser hergestellten Zuckerlösung, bot aber im Versuch eine mit schwach duftendem Teichwasser gefüllte Schale an. Umgekehrt war in anderen Versuchen die Zuckerlösung mit Teichwasser zubereitet und im Versuch wurde destilliertes Wasser geboten. Bei beiden Versuchsreihen entschieden sich die Bienen klar für die mit Wasser gefüllte Schale; die Geruchsunterschiede hatten keinen Einfluß auf die Entscheidung der Bienen.

Damit erscheint es mir als erwiesen, daß die Orientierung der suchenden Bienen tatsächlich auf Grund einer Differenz der relativen Luftfeuchten erfolgte. Es gibt noch einen Beweis für diese Feststellung: Bei feuchtem Wetter, wenn also auch über den leeren Schalen eine hohe relative Feuchte herrscht, muß die Unterscheidung der Schalen schlecht oder ganz unmöglich werden. In einer späteren Versuchsreihe werde ich dies belegen (s. S. 183).

Als Nebenbefund sei noch auf folgendes Verhalten der Bienen hingewiesen. Wir haben sie bisher immer auf Wasser dressiert; in Kontrollversuchen ging ich der Frage nach, ob sie sich auch auf Trockenheit dressieren lassen. Wieder sind drei Petri-Schalen mit Drahtgaze überzogen: eine bleibt leer, bei zweien wird der Boden mit Wasser bedeckt. Auf den Drahtnetzen steht je ein kleines Futtergefäß von 1 cm Kantlänge, das nur eine einzige enge Saugöffnung von 2 mm Durchmesser besitzt. Über den feuchten Petri-Schalen wird dieses Gefäß mit Wasser, über der trockenen Schale mit sirupöser Zuckerlösung gefüllt. Eine kleine Sammelschar wird zum Futtertischchen gelockt. In regelmäßigen Abständen wird die Dressurplatte gegen eine entsprechende Versuchsplatte ausgetauscht, bei der aber alle Futtergefäße leer bleiben. Die Bienen zeigen keinen Dressurerfolg. Sie haben auch nach mehr als 10-stündiger Dressur nicht gelernt, über den trockenen Schalen zu suchen, während eine 2stündige Dressur auf Wasser schon vollen Erfolg hatte. Die Resultate, die mit Hilfe der Hertzschen Schalenmethode gewonnen wurden, scheinen nicht das Ergebnis einer Dressur zu sein. Vielmehr dürften die Bienen bei der Futtersuche spontan Stellen höherer Luftfeuchte aufsuchen, ein Verhalten, das zur Nahorientierung innerhalb der Blüte wohl dienen kann. So entschieden sich in 46 Versuchen die Bienen, die einige Male nach dem Durchkriechen eines 10 cm langen Glasrohres mit Futterteig gefüttert worden waren, nach dem Austausch dieses Rohres gegen ein Y-Rohr an der Gabelung stets für die Seite mit der höheren Luftfeuchte (Abb. 19).

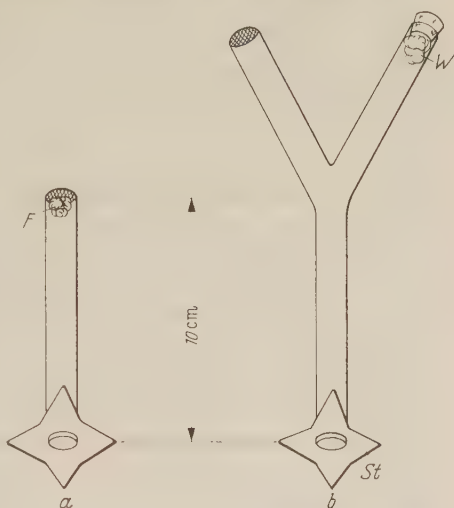


Abb. 19. Anordnung zur Spontanwahl der Bienen für verschiedene Luftfeuchte. Zuerst wird am Ende der Glasröhre *a* mit Futterteig *F* gefüttert. Diese Röhre wird nach einigen Sammelflügen gegen das Y-Rohr *b* ausgetauscht: ein Schenkel ist nur durch ein Gitter abgeschlossen, hat also normale Luftfeuchte, der zweite ist mit dem nassen Wattebausch *W* abgeschlossen, hat also erhöhte Feuchte. Die Bienen suchen im feuchteren Schenkel. *St* farbiger Stern zur optischen Orientierung der anfliegenden Bienen

4. Die Leistungsfähigkeit der Feuchterezeption

Als nächstem gilt unser Interesse der Leistungsfähigkeit dieses Feuchtesinnes. Mit der oben beschriebenen Schalenmethode gelingt es, die Bienen auf geringe Feuchteunterschiede zu dressieren. Zunächst soll geprüft werden, ob die Bienen eine mit Wasser gefüllte Schale häufiger anfliegen als Schalen, die mit konzentrierten Salzlösungen gefüllt sind. Über letzteren wird die Feuchte zwar gegenüber der normalen Luftfeuchte erhöht, bleibt jedoch geringer als über der Wasserschale (siehe unten).

Natürlich dürfen nur Salzlösungen verwendet werden, die für die Bienen geruchsfrei sind. Ich habe deshalb die Lösungen über Aktivkohle stehen lassen und nach 12–18 Std abfiltriert. Sie waren dann für den Menschen geruchsfrei; daß dies auch für die Bienen zutraf, ergab sich aus Kontrollversuchen (siehe unten).

Die markierte Sammelschar wird auf einer mit Wasser gefüllten Petri-Schale gefüttert; zwei weitere Schalen bleiben leer. Beim Versuch werden drei Schalen zur Wahl gestellt, von denen eine mit Wasser, zwei mit gesättigter Kochsalzlösung gefüllt sind. Die Bienen fliegen überwiegend die Wasserschale an, unterscheiden die Schalen also deutlich (Tabelle 10a). Die Bienen werden weiter auf Wasser gefüttert; beim nächsten Versuch haben sie sich aber zwischen einer mit NaCl-Lösung gefüllten Schale und zwei leeren Schalen zu entscheiden. Hatten sie sich zuvor geruchlich orientiert, also einen für Bienen vorhandenen Geruch der Kochsalzlösung gemieden, so ist zu erwarten, daß sie jetzt an den leeren Schalen suchen. War aber die Entscheidung auf Grund der Feuchteunterschiede getroffen worden, dann müssen die Bienen jetzt die Kochsalzschale bevorzugen, da diese die höhere Feuchte aufweist. Die Sammlerinnen wählen klar die NaCl-Schale, haben sich also auf Grund von Feuchtedifferenzen entschieden (Tabelle 10b). Die Bienen

Tabelle 10. *Ergebnisse der Schalendressuren auf höhere Feuchte* (Dressur auf Wasser)

	Zahl der Versuche	Prozentualer Anteil der Anflüge auf die Schale mit		
a	11	Wasser 57,9	NaCl-Lösung* 19,3	NaCl-Lösung 22,8
b	6	NaCl-Lösung 58,6	leer* 22,3	leer 19,2
c	19	Wasser 57,2	KCl-Lösung* 25,9	KCl-Lösung 16,9
d	7	KCl-Lösung 68,4	leer* 18,7	leer 12,9
e	5	Wasser 35,8	KNO ₃ -Lösung* 36,7	KNO ₃ -Lösung 27,5

können die wassergefüllte Schale auch zwischen Schalen erkennen, die mit gesättigter KCl-Lösung gefüllt sind (Tabelle 10c, d), zeigen jedoch keine Bevorzugung der Wasserschale gegenüber mit gesättigter KNO₃-Lösung gefüllten Schalen (Tabelle 10e).

Damit lassen sich annähernd die Feuchteunterschiede feststellen, die die Bienen noch wahrnehmen können. In *geschlossenen Gefäßen* entwickeln sich über den Salzlösungen bei 20° C folgende relative Feuchten (JANISCH 1933):

H ₂ O	100 % r. F.	KCl	87 % r. F.
KNO ₃	93 % r. F.	NaCl	77 % r. F.

Selbst bei völliger Windstille nimmt aber die Feuchte über den *offenen Schalen* mit dem Abstand von der Lösungsoberfläche rasch ab und nähert sich der Luftfeuchte. So betragen die Feuchteunterschiede zwischen Wasser und NaCl-Lösung maximal 23% r. F., in einem Abstand von 1—1,5 cm — also etwa dem Abstand des Gitters von der Flüssigkeitsoberfläche — aber nur mehr 8—10% r. F. Die entsprechenden Werte für KCl betragen 13 bzw. etwa 5% r. F. Bei leichtem Windzug tritt die Annäherung an die normale Luftfeuchte noch rascher ein, weshalb die Versuche nur bei Windstille durchgeführt wurden. Die Bienen konnten das Wasser noch von konzentrierter KCl-Lösung, jedoch nicht mehr von KNO_3 -Lösung unterscheiden. Da sie diese Unterscheidung im freien Flug, knapp über den Gittern der Versuchsschalen trafen, hatten sie einen Feuchteunterschied von *höchstens* 5% noch erkannt.

In weiteren Versuchen habe ich der Sammelschar zwei leere Schalen und eine mit Kochsalzlösung gefüllte Schale *bei verschiedener Luftfeuchte* zur Wahl gestellt. Mit zunehmender Feuchte der umgebenden Luft wird der Unterschied zwischen leerer und mit Salzlösung gefüllter Schale immer kleiner und schließlich — bei einer Luftfeuchte von 77% r. F. — gleich Null. Die Unterscheidung muß gleichzeitig immer undeutlicher werden und schließlich überhaupt nicht mehr möglich sein.

Insgesamt habe ich bei Luftfeuchten zwischen 31 und 62% r. F. 21 Versuche durchgeführt. Ihre Ergebnisse sind in Abb. 20 in Abhängigkeit von der Differenz zwischen der allgemeinen Luftfeuchte und der Feuchte über der Schale mit Salzlösung (gemessen im Abstand des Drahtgitters) eingetragen. Der Sicherheitsgrad, mit dem die Unterscheidung der Schalen getroffen wird, sei dabei definiert als die Differenz zwischen der Zahl der Anflüge auf die Natriumchloridschale und der Anflüge auf die, nächst dieser am häufigsten beflogenen Schale dividiert durch die Gesamtzahl der Anflüge auf alle drei Schalen.

Diese Versuche ergaben, daß die Bienen die Wasserschale noch klar erkannten, wenn über ihr die Luftfeuchte um etwa 8% r. F. gegenüber der Umgebungsluft erhöht war (Abb. 20). Sie hatten also diese Feuchtedifferenz noch wahrgenommen.

Die häufig angewendete Methode, die gerade noch wahrnehmbaren Feuchteunterschiede mit der Alternativkammer festzustellen, ist nur bedingt zulässig.

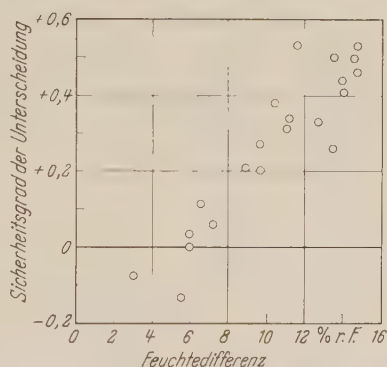


Abb. 20. Bienen können zwischen einer Schale mit gesättigter NaCl-Lösung und zwei leeren Schalen wählen; sie sind auf höhere Feuchte dressiert. Beträgt die Differenz zwischen allgemeiner Luftfeuchte und der Feuchte über der NaCl-Schale mehr als 8% r. F., dann erkennen sie die mit NaCl-Lösung gefüllte Schale und suchen an ihr (Näheres im Text)

Bei den Bienen ergab sich, daß die hygrotaktischen Einstellungen bereits bei Feuchteunterschieden von etwa 10 % r. F. merklich nachließen und bei 5 % r. F. völlig verschwanden (Tabelle 7). Daß die Bienen diese Differenzen in der Alternativkammer — in der die Bedingungen für die Hygrorezeption wesentlich günstiger sind als beim freien Flug über den Schalen — nicht mehr wahrnehmen können, ist allerdings damit noch nicht bewiesen. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß sie bei diesen Unterschieden nur keine Bevorzugung einer der beiden Feuchten mehr zeigten. Vergleichend sei erwähnt, daß bei anderen Arthropoden in der Alternativkammer noch Reaktionen bei Feuchteunterschieden von 0,1—0,5 % auftraten (PERTTUNEN 1953, PIELOU u. GUNN 1940, LEES 1943, KNÜLLE 1961).

Mit keiner der verwendeten Methoden gelingt es bei Bienen, eine Wahrnehmung von geringeren Unterschieden als etwa 5 % r. F. nachzuweisen. Eine Feuchtedifferenz von höchstens 10 % können sie jedoch, selbst im freien Fluge, noch deutlich feststellen, eine gewiß bewundernswerte Leistung!

5. Die Lokalisation der Hygrorezeptoren

In ihrer Arbeit über den Feuchtesinn der Bienen hat HERTZ (1935) die Vermutung ausgesprochen, daß eines der Antennenorgane darauf spezialisiert sei, „in unmittelbarer Abhängigkeit von Wassergehalt der Luft sehr schnelle Zustandsänderungen durchzumachen, die als spezifische Nervenregung weitergegeben werden können“. Versuche, die diese Ansicht stützen könnten, wurden weder von HERTZ noch später durchgeführt. So schien es nunmehr wichtig, eine Überprüfung der Antennenhypothese vorzunehmen.

Von einer gut eingeflogenen markierten Sammelschar wurden die Bienen nacheinander mit einer Fangschere vom Futtergläschen abgefangen, und ihre Antennen mit einer Schere ganz oder teilweise abgeschnitten (v. FRISCH 1921). Nach der Kontrolle mit einer Lupe wurde die Biene wieder freigelassen. Etwa 80 % der operierten Tiere setzten ihre Sammeltätigkeit fort. Die Sammelschar wurde weiterhin an einer mit Zuckerlösung gefüllten und zwischen drei leeren Schalen aufgestellten Petri-Schale gefüttert. Im Versuch hatten die Bienen zwischen einer mit destilliertem Wasser gefüllten und drei leeren, jeweils mit Drahtgaze überzogenen Schalen zu wählen.

Zunächst prüfte ich Bienen, bei denen beide Fühler vollständig abgetrennt worden waren. Wie die Versuche ergaben, waren die Bienen nun nicht mehr in der Lage, die Schalen zu unterscheiden (Tabelle 11). Sie beflogen vielmehr am häufigsten die Schale, die am Platz der letzten Fütterung stand. Wurde dagegen jeder Biene nur ein Fühler amputiert und eine aus solchen Bienen zusammengestellte Sammelschar geprüft, dann zeigte sich, daß sie ihre Entscheidungen etwa gleich gut trafen, wie mit zwei unverletzten Antennen (vgl. Tabelle 8). Auch mit nur einer halben Antenne wählten die Bienen sicher; das gleiche galt, wenn auf der einen Seite genau vier, auf der anderen Seite kein Geißelglied mehr intakt war. Schnitt ich aber eine Fühlergeißel so ab, daß nur die

drei proximalen Geißelglieder erhalten blieben und entfernte die zweite Geißel vollständig, so waren die Bienen unfähig, die Schalen zu unterscheiden (Tabelle 12). Ihre Reaktion verbesserte sich auch nicht, wenn die Versuche am nächsten oder übernächsten Tage wiederholt wurden.

Tabelle 11. *Ergebnisse der Schalendressur mit antennenlosen Bienen*

Protokoll-Nr.	Zahl der		Prozentualer Anteil der Anflüge auf			
	Bienen	Anflüge	Wasser	leer*	leer	leer
14	3	10	10,0	10,0	40,0	40,0
15	5	21	14,3	33,3	19,1	33,3
16	5	33	27,3	24,2	21,2	27,3
17	5	25	12,0	36,0	24,0	28,0
18	5	31	16,1	25,8	32,3	25,8
29	5	47	48,9	23,4	14,9	12,8
30	8	54	13,0	33,3	31,5	22,2
31	8	45	17,8	37,8	15,5	28,9
32	8	35	11,4	42,9	20,0	25,7
33	8	79	27,8	21,5	30,2	20,3
34	8	93	20,4	31,2	22,6	25,8
35	8	80	26,3	23,7	20,0	20,0
36	8	82	19,5	31,7	20,7	28,1
Mittel von 13 Versuchen			20,4	28,8	24,0	26,8

Tabelle 12. *Ergebnisse der Schalendressuren nach der Antennenamputation*

Erhaltene Geißelglieder		Zahl der Versuche	Prozentualer Anteil der Anflüge auf			
linke Antenne	rechte Antenne		Wasser	leer*	leer	leer
11	11	9	72,2	7,6	11,2	9,0
11	0	7	70,7	12,7	4,6	12,0
5—7	0	7	69,6	15,1	3,8	11,5
4	0	14	53,8	15,8	13,2	17,2
3	3	12	25,0	29,7	24,9	20,4
3	0	10	25,1	27,9	22,6	24,4
0	0	13	20,4	28,8	24,0	26,8

Hygrorezeptoren scheinen demnach nur auf den distalen acht Geißelgliedern vorzukommen. Es wäre natürlich möglich, daß auch auf den proximalen drei Gliedern einzelne Rezeptoren vorkommen, ihre Zahl jedoch zu gering ist, um eine deutliche Reaktion auszulösen. Sollte dies der Fall sein, dann wäre ein besseres Ergebnis zu erwarten, wenn beiderseits je drei Geißelglieder intakt sind, als wenn eine Antenne vollständig und die zweite bis auf drei Glieder entfernt wurde. Vergleichen wir aber die Prozentzahlen für 3 + 3 und 3 + 0 vorhandene Geißelglieder, so läßt sich kein Unterschied feststellen (Tabelle 12).

Damit hat sich ergeben, daß die Hygrorezeptoren der Biene auf den Antennen liegen, die proximalen drei Geißelglieder jedoch von ihnen frei

sind. Genau die gleiche Verteilung fand v. FRISCH (1921) bei seinen Untersuchungen über den Sitz des Geruchsinnes. Auch bei der Feuchtwahrnehmung hat sich kein Anhaltspunkt dafür finden lassen, daß Rezeptoren an anderen Körperstellen vorkommen.

Schlußdiskussion

Der Befund, daß Antennenorgane für die Feuchtwahrnehmung der Bienen verantwortlich sind, entspricht den bei anderen Insekten gewonnenen Ergebnissen (WIGGLESWORTH 1955, ANDERSEN u. BALL 1959): eine Ausnahme bildet Forficula (WEYRAUCH 1929). Daß der Schaft und die drei proximalen Geißelglieder für die Feuchtwahrnehmung ohne Bedeutung sind, war zu erwarten, tragen sie doch keine Sinnesorgane (v. FRISCH 1921, FRINGS 1944). Als Rezeptoren sind wahrscheinlich auszuschneiden die dickwandigen Tasthaare und die Sensillae ampullaceae, die dem vierten Geißelglied fehlen. Es bleiben also *S. basiconicae*, *S. coeloconicae* und *S. placodeae*.

Wie wirken überhaupt die Wassermoleküle auf die Rezeptoren? Sie könnten als Atmometer oder als Psychrometer arbeiten; im ersteren Falle würde die Austrocknung eine quantitative Änderung der chemischen oder physikalischen Struktur, im zweiten die Verdunstung in dünnen Membranen bei verschiedener Luftfeuchte eine verschieden große Abkühlung bewirken, die durch Thermorezeptoren festgestellt werden könnte. Bei beiden müßte die Reaktionsintensität dem Sättigungsdefizit folgen (PIELOU 1940). Die Messungen in der Alternativkammer deuten aber auf eine Zunahme der Reaktion mit der Annäherung an die Sättigungsfeuchte (Tabelle 7), selbst wenn die Differenz geringer wird. Dies deutet auf einen Zusammenhang mit der relativen Feuchte. Die rezipierenden Strukturen müßten danach wie hygroskopische Substanzen wirken (PIELOU 1940, PIELOU u. GUNN 1940, PERTTUNEN 1953, KNÜLLE 1961).

Durch die Hygroseption wird es den Suchbienen möglich, kleine Wasseransammlungen aufzufinden. Bei den natürlichen Tränken erleichtert eine geruchliche Markierung den Bienen das Auffinden. Weiterhin hat sich gezeigt, daß Stellen mit hoher Luftfeuchte auf die Bienen anlockend wirken, was wegen des hohen Wassergehaltes natürlichen Nektars durchaus sinnvoll ist. So kann eine Biene zufällig an einen Wasserplatz kommen und dabei zum Sammeln angeregt werden. So waren im Bienenraum Mohnblüten in einer enghalsigen Wasserflasche aufgestellt. Mehrere Bienen höselteten den Pollen, der jedoch bald aufgebraucht war. Nun erschienen einige dieser Bienen am Wasser unter den Blüten und sammelten es tagelang; sie waren zu echten Wassersammlerinnen geworden.

Dieser Wechsel zwischen zwei Formen der Sammeltätigkeit, hier also zwischen Pollen- und Wassersammeln, entspricht den behandelten Übergängen vom Nektar- zum Wassersammeln und umgekehrt. Auch zwischen anderen Sammeltätigkeiten können Übergänge erfolgen, so zwischen Harz- und Nektar- oder Wassersammeln (MEYER 1954) oder zwischen Nektar- und Pollensammeln (SINGH 1950, RIBBANDS 1953, SAKAGAMI 1953). Eine altersgebundene Bevorzugung bestimmter Trachtarten ist nicht nachweisbar. Jedoch tritt eine Bindung an eine Sammeltätigkeit mit deren Dauer auf. Ein Wechsel zwischen zwei Trachtarten wird mit zunehmendem Sammelalter immer seltener. Das unterschiedliche Verhalten, das Wasser- und Nektarsammlerinnen eines Volkes gegenüber Wasser zeigen, ist als Gewöhnung an die bis dahin ausgeführte Tätigkeit zu verstehen. Das Verhalten der Neulinge liegt zwischen dem der spezialisierten Wasser- und Nektarsammlerinnen. Sie sammeln Zuckerlösung oder Wasser und können beides abwechselnd eintragen. Sammeln sie bereits längere Zeit die Zuckerlösung, dann lehnen sie Wasser entschieden ab. Die Bindung an Zuckerwasser erfolgt rascher und ist stärker als die an Wasser. Deshalb trinken die Nektarsammlerinnen nur selten Wasser, die Wassersammlerinnen dagegen fast immer eine Zuckerlösung; nur Wassersammlerinnen von sehr hohem Sammelalter lehnen bei normalem Wasserbedarf eine Zuckerlösung ab.

Ansonsten regeln der soziale Bedarf, sowie Menge und „Güte“ des Angebotes die Sammeltätigkeit. Die Vorliebe der Bienen für Urin und Kochsalzlösungen ist auffallend, aber noch ohne Erklärung. Vergleichbare Versuche bei anderen Insekten sind selten. So fanden WEIS (1930) und EGER (1937) bei einigen Lepidopterenraupen und -imagines die Bevorzugung von hochkonzentrierten Kochsalzlösungen, bei anderen aber heftige Ablehnung. Systematisch verwandte oder ökologisch ähnliche Arten verhalten sich verschieden. Imagines von *Calliphora* lehnen Salzlösungen ab (HASLINGER 1935). Eine Bevorzugung von 1% Salzlösungen fand ich bei *Formica rufa* L. und *Lasius niger* L., eine Ablehnung salzhaltigen Wassers dagegen bei *Gryllus domesticus* und *Blatta germanica*. In welchem großen Maße Geschmacksunterschiede des Wassers die Zahl der sammelnden Bienen und damit die Menge des in den Stock getragenen Wassers verändern, konnte deutlich gezeigt werden. Die von einem Volk eingebrachte Wassermenge ist also nicht nur von dessen Bedarf abhängig!

Da dieser Bedarf jedoch ein wichtiges regulierendes Prinzip darstellt, ist es notwendig, daß die einzelnen Bienen über ihn informiert sind. Wir konnten zeigen, daß sich bei Neulingen und Nektarsammlerinnen, denen Wasser geboten wird, jede einzelne Biene sofort über Annahme oder Ablehnung des Wassers entscheidet. Sie fliegt nicht mit einer Kostprobe zum Stock zurück, um festzustellen, ob Wasser derzeit gewünscht

wird. Galt bisher die Abgabezeit und damit die mehr oder weniger heftige Abnahme im Stock als das alleinige Verständigungsmittel über den Wasserbedarf, so muß dies nun ergänzt werden. Die Bienen wissen bereits ohne Nachfrage im Stock über den Wasserbedarf Bescheid. Selbstverständlich ist daneben auch die Abnahmezeit von Bedeutung. Nach der ersten Entscheidung „von sich aus“ bestätigt oder korrigiert sie die getroffene Wahl und bildet damit eine doppelte Sicherung, die man so häufig in der Biologie findet. Da die Abnahmezeit im Gegensatz zur Honigblasenkonzentration schnell verändert werden kann, ist dadurch die Möglichkeit gegeben, eine notwendige Information sehr schnell weiterzugeben. Auf welcher Grundlage jenes eigene Wissen der einzelnen Wassersammlerin um den Wasserbedarf des Volkes beruht, ist in den wesentlichen Punkten nunmehr bekannt: Die Entscheidungen der Bienen stimmen mit der Konzentration des Honigblaseninhaltes überein. Zunehmender Wasserbedarf hat eine Eindickung, dies aber die Annahme von Wasser zur Folge. Umgekehrt bedeutet Verdünnung des Honigblaseninhaltes die Mitteilung, daß der Wasserbedarf gedeckt ist. Danach muß für eine Überhitzung des Stockes gefordert werden, daß zwischen der Konzentration des Honigblaseninhaltes von Bienen des überhitzten Gebietes einerseits und von den übrigen Bienen des Volkes andererseits starke Unterschiede auftreten. Diese lassen sich in der Tat nachweisen und bestätigen damit unsere Annahme.

Die unter den Bienen verteilte Zuckerlösung ist also für die Verständigung von großer Bedeutung. Dazu muß das Futter nicht nur von den Feld- an die Hausbienen sondern auch umgekehrt übergeben werden. Während ersteres durch radioaktive Futterbeimengungen eindeutig bewiesen wurde (NIXON u. RIBBANDS 1952), wird letzteres zum Teil bezweifelt (BUTLER 1957). Aber schon LINDAUER (1954) hatte beobachtet, daß die Wassersammlerinnen nach dem Entleeren der Honigblase den Rüssel bettelnd einer anderen Biene entgegenstreckten. Ich konnte die gleiche Beobachtung machen; ja selbst Nektarsammlerinnen, die eben eine Zuckerlösung in den Stock gebracht hatten, behielten nicht gleich für den nächsten Ausflug Proviant zurück, sondern gaben alles ab und bettelten dann bei einer anderen Stockbiene. BUTLER (1957) nimmt dagegen an, daß jüngere Trachtbienen die Verbindung zwischen den Haus- und den Sammelbienen herstellen; diese haben erst vor kurzem ihre Haushaltspflichten beendet und besitzen noch aus erster Hand Kunde vom Nahrungsbedürfnis ihres Volkes. Danach dürften aber ältere Feldbienen nur schlecht über den derzeitigen Zustand des Volkes informiert sein; ihnen wäre nur der Bedarf aus den letzten Tagen ihres Innendienstes bekannt. Dies scheint jedoch weder bei den Nektar- und Pollensammlern (RIBBANDS 1952) noch bei den Wassersammlern der Fall zu sein.

Zusammenfassung

1. Eine prinzipielle Scheidung der Sammelbienen eines Volkes in Nektar-, Pollen-, Wasser- und Kittharzsammlerinnen ist nicht möglich.

2. Bienen, die auf Wasser treffen und vor der Wahl stehen, dieses zu trinken oder nach dem Kosten abzulehnen, richten ihre Entscheidung nach den sozialen Bedürfnissen des Volkes. Neulinge, die durch tanzende Zuckerwassersammlerinnen zu einer Tränke geschickt werden, sammeln Wasser mit einer dem sozialen Bedarf entsprechenden Intensität. Eine Mitteilung über die Trachtart beim Tanz scheint demgegenüber von nur geringer Bedeutung zu sein.

3. Die Bienen sind jederzeit über den Wasserbedarf ihres Volkes informiert, also bereits bevor sie nach einem ersten Sammelflug die Abnahme im Stock kennen. Diese Information erfolgt durch einen ständigen Futteraustausch innerhalb des Volkes, durch den die Konzentration des Honigblaseninhaltes bei allen Bienen einander angeglichen wird. Zwischen dieser Konzentration und der Wasserannahme besteht ein Zusammenhang. Bei hohen und steigenden Konzentrationen trinken viele Bienen Wasser, bei niederen und fallenden Konzentrationen lehnen sie es meist ab. Bei längeren Hitzeperioden treten Abweichungen auf; deren Bedeutung für die Thermoregulation wird erörtert.

4. Bienen, die erst kurze Zeit eine bestimmte Trachtart sammeln, können leicht auf eine neue Sammeltätigkeit umgestimmt werden. So tragen Nektarsammler geringen Sammelalters auch Wasser, Wassersammler auch eine Zuckerlösung ein. Dieser Wechsel kann bei einer Biene in beiden Richtungen mehrfach wiederholt werden.

5. Im Gegensatz dazu zeigen Sammlerinnen, die länger eine bestimmte Tracht eintragen, eine mit der Zeit immer stärker werdende Bindung an diese. Nektarsammlerinnen lehnen dann Wasser entschieden ab, Wassersammlerinnen hohen Sammelalters können dagegen selbst bei fehlendem Wasserbedarf im Wahlversuch die Zuckerlösung nicht dem reinen Wasser vorziehen.

6. Die Bienen bevorzugen Tränken mit salz-, urin- oder jauchehaltigem Wasser. Die Vorliebe für Urin ist allein auf dessen Kochsalzgehalt zurückzuführen. Die im Urin enthaltenen Geruchsstoffe sind dafür ohne Bedeutung, Ammoniak wirkt sogar hemmend auf die Wasserannahme. Die geschmackliche Güte des Tränkewassers beeinflusst die eingebrachte Wassermenge. Von „wohlschmeckendem“ Wasser tragen die Bienen bei gleichen Bedürfnissen des Volkes mehr ein, als von reinem Wasser.

7. Der uns meist unangenehme Geruch der von den Bienen bevorzugten Tränken wirkt auf Suchbienen anlockend und erleichtert ihnen das Auffinden von Wasserstellen. Weiterhin richten sich die Suchbienen nach Feuchteunterschieden der Luft und suchen an Stellen hoher Feuchte.

8. Die Hygrorezeption der Bienen wird überprüft. Bereits kleine Gruppen zeigen unter geeigneten Bedingungen in der Alternativkammer eine deutliche hygrotaktische Einstellung und bevorzugen die trockenere Seite. Die Intensität der Reaktion nimmt bei Annäherung der Feuchtepaare an die Sättigungsfeuchte auch bei geringer werdenden Differenzen zunächst zu, bei Unterschieden unter 10% r. F. wieder ab.

9. Bienen lassen sich auf gegenüber der Umgebungsluft erhöhte, jedoch nicht auf erniedrigte Feuchte dressieren. Bienen suchen bei der Futtersuche spontan Stellen höherer Feuchte auf. In zwei Versuchsreihen wird gezeigt, daß Bienen im Fluge noch Feuchteänderungen der Luft von etwa 5% r. F. sicher feststellen können.

10. Die Hygrorezeptoren befinden sich ausschließlich auf den acht distalen Geißelgliedern der Antennen. Besitzt die Biene noch ein einziges der mit Sinnesorganen besetzten Geißelglieder, dann ist sie noch in der Lage, Feuchteunterschiede wahrzunehmen. Verliert sie auch dieses Glied, dann geht dieses Vermögen verloren.

Literatur

- ANDERSEN, L. W., and H. L. BALL: Antennal hygroreceptors of the Milkweed bug *Oncopeltus fasciatus* (Dollos) (*Hemiptera, Lygaeidae*). Ann. entom. Soc. Amer. **52**, 279—284 (1959).
- ANGST, H.: 47. Jahresbericht über die vom Verein Deutsch-Schweizerischer Bienenfreunde errichteten apistischen Beobachtungsstationen pro 1931. Schweiz. Bienenztg, N.F. **55**, 95—103 (1932).
- AUFSESS, A. v.: Geruchliche Nahorientierung der Biene bei entomophilen und ornithophilen Blüten. Z. vergl. Physiol. **43**, 469—498 (1960).
- BACK, E.: Einfluß der im Pollen enthaltenen Vitamine auf Lebensdauer, Ausbildung der Pharynxdrüsen und Brutfähigkeit der Honigbiene. Insect. sociaux **3**, 285—291 (1956).
- BENTLEY, E. W.: The biology and behaviour of *Ptinus tectus* (Col.). J. exp. Biol. **20**, 152—158 (1944).
- *BETTS, A. D.: in: Bee World **13**, 35 (1932).
- BEUTLER, R., u. A. SCHÖNTAG: Über die Nektarabscheidung einiger Nutzpflanzen. Z. vergl. Physiol. **28**, 254—285 (1941).
- *BOSSET, J.: in: La Belgique Apicole 1954.
- BRYANT, J. M., V. IOB, C. L. PHILLIPS and E. E. BLECHA: Estimation of urinary sodium. J. Amer. med. Ass. **140**, 670—672 (1949).
- BUTLER, C. G.: The choice of drinking water by the honeybee. J. exp. Biol. **17**, 253—261 (1940).
- The influence of various physical and biological factors of the environment of honeybee activity. An examination of the relationship between activity and nectar concentration and abundance. J. exp. Biol. **21**, 5—12 (1945).
- Die Honigbiene. Köln 1957.
- BUTTEL-REEPEN, H. v.: Leben und Wesen der Bienen. Braunschweig 1915.
- CHADWICK, C. P.: Ventilation. Amer. Bee. J. **62**, 158—159 (1922).
- EGER, H.: Über den Geschmackssinn der Schmetterlingsraupen. Biol. Zbl. **57**, 293—308 (1937).

- ELSER, E.: Die Bedeutung des Mineralstoffwechsels für die Biene. XVI. Intern. Bienenzüchter-Congress Wien. Wien 1956.
- FRINGS, H.: The loci of olfactory end-organs in the honey-bee, *Apis mellifera* LINN. J. exp. Zool. **97**, 123—134 (1944).
- FRISCH, K. v.: Über den Sitz des Geruchsinnes bei Insekten. Zool. Jb., Abt. allg. Zool u. Physiol. **38**, 1—68 (1921).
- Über den Geschmackssinn der Biene. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Geschmacks. Z. vergl. Physiol. **21**, 1—156 (1935).
- Duftgelenkte Bienen im Dienste der Landwirtschaft und Imkerei. Wien 1947.
- Aus dem Leben der Bienen. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1953. (Verständliche Wissenschaft.)
- FRISCH, K. v., H. HERAN u. M. LINDAUER: Gibt es in der „Sprache“ der Bienen eine Weisung nach oben oder unten. Z. vergl. Physiol. **35**, 219—245 (1953).
- GERSTUNG, F.: Der Bienen und seine Zucht. Berlin 1926.
- GREENWOOD, M.: On errors of random sampling in certain cases not suitable for the application of a „normal“ curve of frequency. Biometrika **9**, 69—90 (1913).
- GUNN, D. L., and J. S. KENNEDY: Apparatus for investigating the reactions of land arthropods to humidity. J. exp. Biol. **13**, 450—459 (1936).
- *HARRISON, C.: in: Bee World **13**, 44 (1932).
- HASLINGER, F.: Über den Geschmackssinn von *Calliphora erythrocephala* Meigen und über die Verwertung von Zuckern und Zuckeralkoholen durch diese Fliege. Z. vergl. Physiol. **22**, 614—640 (1935).
- HERAN, H.: Untersuchungen über den Temperatursinn der Honigbiene (*Apis mellifica*) unter besonderer Berücksichtigung der Wahrnehmung strahlender Wärme. Z. vergl. Physiol. **34**, 179—206 (1952).
- *HERROD-HEMPSALL, W.: in: Brit. Bee. J. **59**, 248 (1931).
- HERTZ, M.: Zum Verhalten der Bienen gegenüber Blüten mit verborgener Nektarquelle. Biol. Zbl. **54**, 508—511 (1934).
- Eine Bienendressur auf Wasser. Z. vergl. Physiol. **21**, 463—467 (1935).
- HIMMER, A.: Fortschritte auf dem Gebiet der Bienenkunde und Bienenzucht. Erlanger Jb. Bienenk. **6**, 132—209 (1928).
- JANISCH, E.: Über die Methoden zur Konstanthaltung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit im biologischen Laboratoriumsversuch. In ABDERHALDENs Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. V., Teil 10/1. Berlin 1933.
- KNÜLLE, W.: Die Luftfeuchte-Unterschiedsempfindlichkeit der Mehlmilbe (*Acarus siro* L.). Z. vergl. Physiol. **44**, 463—477 (1961).
- KUNZE, G.: Einige Versuche über den Geschmackssinn der Honigbiene. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **44**, 287—314 (1928).
- *LANDT, E.: Die Anwendung der refraktometrischen Methoden auf die Zuckeranalyse. Dtsch. Zuckerindustr. **61** (1936).
- LAVIE, P., et M. ROTH: Sur le thermopreferendum et la production de chaleur chez les abeilles. Physiol. comp. oecol. **3**, 57—62 (1953).
- LINDAUER, M.: Über die Einwirkung von Duft- und Geschmacksstoffen sowie anderer Faktoren auf die Tänze der Bienen. Z. vergl. Physiol. **31**, 348—412 (1948).
- Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **34**, 299—345 (1952).
- Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **36**, 391—432 (1954).
- MAURIZIO, A.: Kochsalzvergiftung bei Bienen. Schweiz. Bienenztg **69**, 358 (1946).
- Vitaminbeigaben zum Bienenfutter. Schweiz. Bienenztg **77**, 273—277 (1954).

- MEYER, W.: Die Kittharzbienen und ihre Tätigkeiten. Z. Bienenforsch. **2**, 185 bis 200 (1954).
- NIXON, H. L., and C. R. RIBBANDS: Food transmission in the honeybee community. Proc. roy. Soc. B **140**, 43—50 (1952).
- ÖTTINGEN-SPIELBERG, TH. zu: Über das Wesen der Suchbiene. Z. vergl. Physiol. **31**, 454—489 (1949).
- PÄTAU, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. (Eine neue t-Tafel.) Biol. Zbl. **63**, 152—168 (1943).
- PARK, W.: Water stored by bees. Amer. Bee J. **63**, 348 (1923a).
— Behaviour of water-carriers. Amer. Bee J. **63**, 553 (1923b).
- PERTTUNEN, V.: Reaction of diplopods to the relative humidity of the air. Ann. Zool. Soc. „Vanamo“ **16**, 1—69 (1953).
- PIELOU, D. P.: The humidity behaviour of the mealworm beetle, *Tenebrio molitor* L., II. The humidity receptors. J. exp. Biol. **17**, 295—306 (1940).
- PIELOU, D. P., and D. L. GUNN: The humidity behaviour of the mealworm beetle, *Tenebrio molitor* L., I. The reaction to differences of humidity. J. exp. Biol. **17**, 286—294 (1940).
- PISCITELLI, A.: Über die Bevorzugung mineralstoffhaltiger Lösungen gegenüber reinem Wasser durch die Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **42**, 501—524 (1959).
- PREUSS, E.: Meine Bienenzucht-Betriebsweise und ihre Erfolge. Leipzig 1900.
- RAYMENT, T.: Water in cells. Amer. Bee J. **63**, 135 (1923).
- RENNER, M.: Über die Haltung von Bienen in geschlossenen, künstlich beleuchteten Räumen. Naturwissenschaften **42**, 539—540 (1955).
— Neue Versuche über den Zeitsinn der Biene. Z. vergl. Physiol. **40**, 85—118 (1957).
- RIBBANDS, C. R.: Division of labour in the honeybee community. Proc. roy. Soc. B **140**, 32—43 (1952).
— The behaviour and social life of honeybees. London 1953.
— The scent perception of the honeybee. Proc. roy. Soc. B **143**, 367—379 (1955).
- RÖSCH, G. A.: Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **2**, 571—631 (1925).
- SAKAGAMI, S. F.: Untersuchungen über die Arbeitsteilung in einem Zwergvolk der Honigbiene. Jap. J. Zool. **11**, 117—185 (1953).
- SINGH, S.: Behaviour studies of honeybees in gathering nectar and pollen. Bull. Cornell agric. exp. Stat. **288**, 1—59 (1950).
- SMALL, A. V.: Water in cells. Amer. Bee J. **62**, 272 (1922).
- VERRON, H.: The réactions des abeilles à l'humidité. Insect. sociaux **2**, 57—62 (1955).
- WEIS, I.: Versuche über die Geschmacksrezeption durch die Tarsen des Admirals, *Pyrameis atalanta* L. Z. vergl. Physiol. **12**, 206—248 (1930).
- WERLE, E., u. H. SCHIEVELBEIN: Niere und Harn. In B. FLASCHENTRÄGER u. E. LEHNARTZ, Physiologische Chemie IIb. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1957.
- WEYRAUCH, W. K.: Sinnesphysiologische Studie an der Imago von *Forficula auricularia* L. auf ökologischer Grundlage. Z. vergl. Physiol. **10**, 665—687 (1929).
- WIGGLESWORTH, V. B.: Physiologie der Insekten. Basel 1955.
- Die mit einem Sternchen * versehenen Arbeiten konnte ich nicht im Original einsehen.

Lebenslauf

Ich, HERBERT OTTO KIECHLE wurde am 8. Dezember 1936 in München als zweiter Sohn des damaligen Reichs-angestellten FRANZ KIECHLE und seiner Ehefrau ANNA, geb. SICHINGER, geboren.

Nach dem Besuch der Volksschule in Wien, Ruhstorf/Rott (Ndby.) und München trat ich 1946 in die jetzige Ludwigs-oberrealschule in München ein, an der ich mich 1954 der Reifeprüfung unterzog. Im Wintersemester 1954/55 begann ich an der Universität München das Studium der Fächergruppe Chemie — Biologie — Erdkunde und besuchte daneben Vorlesungen und Übungen in Philosophie, Physik, Geologie und Meteorologie. Die Wissenschaftliche Prüfung für das Lehramt an Höheren Schulen legte ich 1959 ab. Seit dem 6. Dezember 1960 gehöre ich dem Pädagogischen Seminar der Gisela-Oberrealschule München an.

